

Guilliermond  
Cryptology

CAB INTERNATIONAL  
MYCOLOGICAL INSTITUTE  
LIBRARY

26 FEB 1992

GUILLIERMOND, A

c 191





1913 12399

# Les Progrès de la cytologie des Champignons.

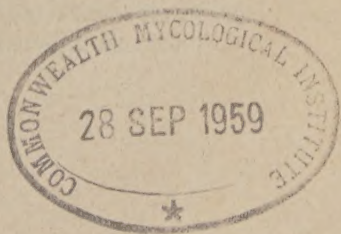
Par

A. Guilliermond.

Avec 82 figures dans le texte.

## Sommaire.

	pages
<b>I. Introduction</b> . . . . .	390
<b>II. Structure générale des Champignons</b> . . . . .	390
A. Cytoplasme . . . . .	390
B. Noyau et sa division . . . . .	393
C. Produits différenciés du cytoplasme . . . . .	412
D. Membrane . . . . .	423
<b>III. Phénomènes cytologiques de la sécrétion et cellules sécrétrices</b> . . . . .	426
<b>IV. Phénomènes cytologiques de la sexualité</b> . . . . .	430
A. Copulation hologamique . . . . .	431
B. Copulation mérogamique . . . . .	440
C. Gamétangie . . . . .	440
D. Parthénogamie . . . . .	461
E. Pseudogamie . . . . .	471
F. Apomixie . . . . .	479
G. Sexualité des Ascomycètes supérieurs . . . . .	484
I. Fécondation à l'origine du périthèce . . . . .	484
II. Fusion nucléaire de l'asque et théorie de Dangeard . . . . .	494
III. Evolution nucléaire des Ascomycètes et théorie de Claussen . . . . .	505
<b>V. Cytologie des appareils fructifères</b> . . . . .	516
A. Asques et basides . . . . .	516
B. Spores et conidies des Phycomycètes . . . . .	526
C. Conidies des Ascomycètes et Basidiomycètes . . . . .	529
<b>VI. Conclusions</b> . . . . .	533
<b>Index Bibliographique</b> . . . . .	534



## I. Introduction.

La cytologie des Champignons est restée longtemps très obscure par suite de la petitesse de leurs cellules et de l'abondance de grains de sécrétion de nature variée qui remplissent leur cytoplasme et rendent difficile l'interprétation de leur structure. Il a fallu attendre les progrès de la technique cytologique pour aborder avec succès cette question. Depuis une quinzaine d'années grâce au perfectionnement de cette technique et à la faible consistance des pseudotissus des Champignons supérieurs qui permettent d'obtenir facilement leur inclusion dans la paraffine, enfin à l'intérêt biologique que présente cette étude, la cytologie des Champignons a été l'objet d'un nombre considérable de recherches de la plus haute importance qui font que la question commence à être à peu près débrouillée.

Le progrès de l'étude des Champignons, ont amenés certains auteurs, entre autre Vuillemin (3), à séparer des Champignons les Myxomycètes et les Chytridinées (exception faite des genres *Myzocyttium* et *Ancylistes*) et à les rapprocher des Flagellés. Il est vrai que Dangeard admet que tous les Champignons ont pour ancêtres les Chytridinées. Quoiqu'il en soit, on est bien forcé de reconnaître que les Myxomycètes et les Chytridinées sont des organismes très distincts des autres Champignons. Aussi pour mettre plus d'homogénéité dans cette revue et aussi pour la rendre moins longue, laisserons nous de côté les Myxomycètes et les Chytridinées et n'envisagerons nous que les véritables Champignons, ceux qui offrent un mycélium c'est-à-dire les Monoblepharidées, les Mucorinées, les Entomophthorées, les Saprologniées, les Péronosporées, les Ascomycètes, et les Basidiomycètes.

On trouvera d'ailleurs dans l'article récent de M. Pavillard (1), sur la Protistologie végétale, une mise au point très complète de la question de la cytologie des Chytridinées et des Myxomycètes.

## II. Structure générale des Champignons.

### A. Cytoplasme.

A. Structure particulière du cytoplasme des Mortiérellées. — Le cytoplasme des Champignons ne présente rien de spécial. Signalons cependant une étude de Matruchot sur la structure du cytoplasme chez les Mortiérellées. En faisant végéter simultanément sur un même milieu une bactérie chromogène à pigment violet (*Bacillus*



*violaceus* ou *Bacterium violaceum*), et une Mortiérellée (*Mortierella reticulata*), l'auteur a pu obtenir une imprégnation du cytoplasme de la Mortiérellée par le pigment sécrété hors de la bactérie chromogène. Les mêmes résultats ont été obtenus en cultivant la Mortiérellée avec un Champignon chromogène à pigment vert (*Fusarium polymorphum*). La coloration était élective et le pigment ne se fixait que sur une partie du cytoplasme.

La violacéine ne se fixait jamais sur la membrane, mais elle colorait partiellement le contenu de la cellule. Elle se fixait d'abord sur les globules graisseux, puis sur certaines parties du cytoplasme et enfin sur les noyaux eux-mêmes. Cette coloration complète l'analogie qui avait été établie entre les propriétés physico-chimiques des pigments bactériens et fongiques et des couleurs d'aniline.

Grâce à cette méthode, Matruchot a pu mettre en évidence dans *Mortierella reticulata* une structure toute spéciale du cytoplasme.

Dans les filaments jeunes en voie de croissance, le cytoplasme ne présente pas de différenciation et paraît homogène. Dans les parties les plus âgées du mycélium, il a disparu partiellement: il est généralement réduit à une fine couche pariétale remplie de globules graisseux.

Les filaments moyennement âgés (fig. 1) sont les plus intéressants. Ici le cytoplasme cesse d'être homogène et se compose: 1° D'un cytoplasme très hyalin, ne fixant pas le colorant et qu'on peut considérer comme formé d'hyaloplasme; 2° un cytoplasme légèrement granuleux avec des globules d'huile inclus dans sa substance. Cette dernière partie qui correspond à l'enchyrama de certains auteurs fixe énergiquement la violacéine.



Fig. 1. Structure canaliculaire de *Mortierella reticulata* (d'après Matruchot).

La différenciation en hyaloplasme et enchyrama se fait parallèlement à l'axe du filament et donne naissance à un certain nombre de cordons d'enchyrama disposés côte à côte, parallèlement entre eux et noyés au milieu d'une masse hyaloplasmique générale. Le nombre des cordons varie selon la grosseur des filaments. Dans les gros filaments, on compte de 5 à 10 cordons rectilignes ou parfois contournés en spirales. En s'entrecroisant, ces cordons donnent parfois l'aspect d'un réseau, mais il n'y a jamais de structure réticulée. Tous ces cordons sont disposés à la périphérie de la cellule et on en trouve jamais dans la région centrale.

L'hyaloplasme semble doué d'une certaine rigidité. Au contraire l'enchylema est beaucoup plus plastique et serait le siège des courants cytoplasmiques. Matruchot a d'ailleurs observé dans une préparation vivante et non colorée la circulation de gouttelettes graisseuses: il a vu que celles-ci paraissaient circuler dans l'intérieur de tubes correspondant aux cordons de l'enchylema, en se déformant dans les endroits où ces tubes s'amincissent, ce qui prouve d'autre part la rigidité de l'enchylema.

L'auteur rapproche cette structure particulière qu'il nomme *structure canaliculaire* de la structure filaire de Flemming et surtout de celle qui a été décrite par Hanstein.

En vieillissant, les cordons de l'enchylema se morcellent de distance en distance et on voit apparaître dans leur intérieur des disques d'hyaloplasma qui les séparent. Les disques s'épaississent peu à peu et finalement, il ne reste de l'enchylema que des particules flottantes ou accolées à la membrane, tout le reste de la cellule étant occupé par de l'hyaloplasme devenu à ce moment complètement aqueux. Quant aux particules subsistantes de l'enchylema, elles subissent une dégénérescence graisseuse.

Matruchot a observé la même structure chez divers Mortiérellées, mais au contraire il n'a jamais obtenu dans les autres Champignons qu'une structure réticulée.

L'auteur serait disposé à admettre que la coloration est obtenue sur le vivant et il cite à l'appui de cette manière de voir les travaux de Henneguy qui ont montré que le brun de Bismarck est capable de colorer le noyau et le cytoplasme des Infusoires à l'état vivant. Matruchot ne croit pas d'ailleurs que la structure qu'il a observé soit le résultat de l'action nocive de la Bactérie sur le Champignon.

B. Structure du cytoplasme des levures. — Citons encore quelques travaux récents sur la structure du cytoplasme des levures.

Ottolenghi, en traitant des levures par la méthode de Golgi a observé dans le cytoplasme 1° des grains irrégulièrement disposés et surtout groupés aux voisinage des pôles de la cellule, 2° des éléments plus gros, réunis les uns aux autres par des tiges droites ou courbées, 3° de fines granulations réunies entre elles par de minces filaments, dont l'ensemble forme dans le cytoplasme une sorte de réseau. L'auteur ne se prononce pas d'une manière définitive sur l'interprétation de cette structure qu'il semble cependant disposé à rapprocher de l'apparato reticulare interno, décrit par Golgi dans les cellules des Mammifères. Ces granulations nous semblent se rattacher aux formations que nous décrirons plus loin sous le nom de „grains basophiles“.



Enfin tout dernièrement, Henneberg s'est attaché à décrire tous les détails de la structure cytoplasmique à l'état vivant et après fixation d'un très grand nombre de levures industrielles.

## B. Noyau et sa division.

A. Caractères généraux. — Le noyau des Champignons n'est généralement pas visible sans coloration, aussi est-il resté longtemps méconnu. Ce n'est que grâce aux progrès relativement récents de la technique cytologique qu'il a pu être mis en évidence. C'est en 1879 qu'il fut différencié pour la première fois par Schmitz à l'aide de coloration à l'hématoxyline. Il a été retrouvé bientôt après par Strasburger, Sadebeck, Fisch, Rosenvinge dans les Champignons les plus divers.

Ce noyau présente les caractères des noyaux ordinaires des végétaux supérieurs. On y distingue un nucléoplasme incolore limité par une membrane colorable, un nucléole et de la chromatine sous forme d'un fin réseau ou de petits grains très difficiles à mettre en évidence dans les cas où le noyau est très petit comme cela arrive généralement dans le mycélium végétatif. Nous ne passerons pas ici en revue tous les travaux qui ont été fait sur le noyau des Champignons, ce qui nous entraînerait beaucoup trop loin. Nous ne citerons que les plus récents et les plus importants.

Parmi ceux-ci signalons les recherches de Lagerheim qui a fait connaître la cytologie des Monoblépharidées et a montré que le thalle de ces Champignons est continu comme celui des Mucorinées et renferme de nombreux noyaux.

L'étude des Entomophthorées a été précisée par les travaux de Cavara, Gallaud (2) et surtout de Olive (2 et 3). Ces auteurs sont d'accord pour constater que les cellules de ces Champignons peuvent être selon les espèces uninucléées ou plurinucléées: il en est de même des conidies.

Dangeard (9) s'est attaché à observer la cytologie du *Myzocyttium vermicolum* et de l'*Ancylistes Closterii*.

Dans une série de recherches récentes, Faull (2 et 3), a entrepris l'étude cytologique des Laboulbaniacées, qui n'avait pas encore été abordée: selon cet auteur, les cellules du thalle renferment presque toujours un seul noyau; cependant les cellules les plus grosses peuvent en contenir plusieurs.

Citons encore les recherches de Moreau sur le noyau des Mucorinées, les recherches de Ruhland, Maire, Nichols etc. sur le noyau des Basidiomycètes, celles de Lutman et de Rawitser sur celui des Ustilaginées, les nôtres sur le noyau des Endomycétacées;

nous analyserons ces divers travaux à propos de la division nucléaire et de la sexualité.

Gallaud (1), Burgeff et Schwartz ont différencié le noyau des Mycorhizes.

Enfin tout récemment, Péneau (2) a décrit le noyau de *Sporotrichum Beurmanni*: ce noyau lorsqu'il est bien différencié présente la structure ordinaire des noyaux des Champignons avec un caryoplasme et un caryosome.

Eriksson, en collaboration avec Tischler, a cherché, à étayer sa théorie du mycoplasme, qui reste toujours problématique, par une étude cytologique. Il décrit dans le mycoplasme de petits corps sphériques entourés d'une auréole claire qu'il considère comme les noyaux du mycoplasme. Mais cette interprétation fut tour à tour combattue par Zach et Beauverie (3) qui n'admettent pas l'existence du mycoplasme. Pour Zach, les noyaux de Eriksson ne seraient pas autre chose que des „corps d'excrétion“ du Champignon. Beauverie admet que ce sont des corpuscules métachromatiques qui se trouveraient disséminés dans la cellule de l'hôte par suite de la dégénérescence des filaments mycéliens du parasite.

a) Noyau des levures. Une question est restée longtemps controversée, c'est celle du noyau des levures, et ce n'est que récemment qu'elle a pu être élucidée. Aussi insisterons nous d'une manière particulière sur le noyau des levures.

Pendant que les progrès de la technique histologiques avait permis d'étudier la structure de la plupart des Champignons et de constater chez tous la présence d'un noyau, les levures jusqu'il y a une dizaine d'année paraissaient échapper à la loi générale et ne pas renfermer de noyau ou tout au moins de noyau comparable à celui des autres cellules. Malgré de très nombreux travaux publiés pendant une vingtaine d'année, la question des noyaux des levures était restée très controversée. La plupart des auteurs qui avaient abordé cette question n'étaient arrivés qu'à des résultats contradictoires. Deux opinions avaient cours: un certain nombre d'auteurs considéraient les levures comme constituées d'un mélange de cytoplasme et de nucléine sans véritable noyau. D'après eux, la nucléine se différencierait parfois dans le cytoplasme sous forme de granulations colorables. A cette opinion se rangeaient Brücke, Krasser, Hieronymus, Roncali, Eisenhitz, Macallum, Raum, etc. D'autres observaient, au contraire, dans chaque cellule, un corps sphérique qu'ils prenaient pour le noyau. Les partisans du noyau comptaient: Schmitz, Hansen, Strasburger, Zacharias, Henneguy, Kunstler, Möller, Buscalioni, Dangeard, Bouin, Janssens et Leblanc etc. Cependant ces derniers ne s'accordaient pas tous sur ce qu'ils considéraient comme le noyau. Pour Janssens et Leblanc,



par exemple, le noyau avait un aspect vacuaire et présentait une structure très différenciée, alors que la plus part des autres le décrivaient comme un corps homogène. Wager (3), dans un travail très précis, parut un moment résoudre la question en conciliant les deux théories. Cet auteur décrivait chez les levures :

1<sup>o</sup> Une vacuole remplie de granulations chromatiques (granulations chromatiques des auteurs) laquelle avait été prise pour le noyau par Janssens et Leblanc.

2<sup>o</sup> Un corps sphérique et homogène (noyau des auteurs) toujours accolé à la vacuole, et qu'il assimilait à une nucléole. Il considérait l'ensemble de cette vacuole remplie de granulations chromatiques et de ce nucléole excentrique comme le noyau des levures, lequel représentait pour lui un stade primitif du développement phylogénétique du noyau. Le fait que dans le bourgeonnement la vacuole et le nucléole se divisent simultanément était en faveur de son opinion.



Fig. 2. Cellules de levures au début de la fermentation, montrant leur noyau (n) et leur vacuole remplie de corpuscules métachromatiques (cm). La fig. 3 montre un stade de bourgeonnement avec division du noyau et de la vacuole. — 2 à 5 *Saccharomyces cerevisiae*. 5 *Saccharomycodes Ludwigii*. (Fixation au picroformol et coloration à l'hémalum) (d'après Guilliermond).

Nous (2, 3, 6 et 9) avons repris la question en 1901—1903 sur un très grand nombre d'espèces de levures que nous avons étudiées comparativement à des moisissures (*Sterigmatacystis nigra*, *Oidium lactis*, *Dematium*, Ustilagnées), dont quelques-unes (*Dematium* et Ustilagnées) présentaient dans leur développement des formes-levures absolument comparables morphologiquement aux véritables levures. Grâce à ces recherches, nous avons montré que l'interprétation de Wager est inexacte, que les levures présentent un noyau typique et que leur structure ne diffère pas de celle des autres Champignons. On y observe, en effet, une ou plusieurs vacuoles, indépendantes du noyau, et les granulations qu'elles renferment ne sont pas autre chose que des grains de sécrétion tels que l'on en rencontre dans beaucoup de cellules (fig. 2). Nous avons montré que ces granulations correspondent aux corpuscules métachromatiques décrits dans les Bactéries par Babès et aux grains rouges observés dans les Cyanophycées par Bütschli. Nous les décrirons plus loin en parlant des produits de différenciation du cytoplasme. Quant au nucléole de Wager, il représente

bien comme le pensaient certains auteurs un véritable noyau; en effet, à l'encontre de Wager, il possède une structure nettement différenciée avec nucléohyaloplasme limité par une membrane, nucléole et granulations chromatiques disséminés dans le nucléoplasme, mais le plus souvent accolés à la membrane; celles-ci sont parfois extrêmement fines et très difficiles à apercevoir (fig. 4). Le noyau est souvent, mais pas constamment, dans le voisinage de la vacuole. Enfin pendant le bourgeonnement, la vacuole peut se diviser et envoyer une vacuole-fille dans le jeune bourgeon, mais on ne saurait trouver dans ce fait aucun argument au faveur de la nature nucléaire de cette vacuole.

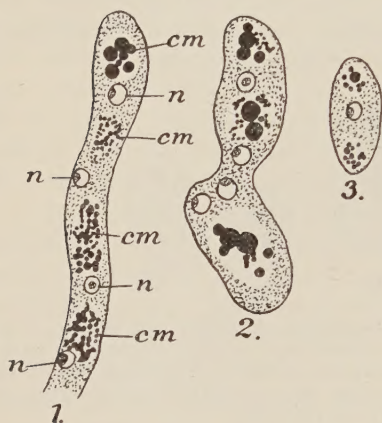


Fig. 3. *Dematium* species. 1. Filament mycélien. 2. Forme levure en voie de germer en filament. 3. Forme-levure, *n* noyau, *cm* corpuscules métachromatiques. (Fixation au picroformol et coloration à l'hémalum) (d'après Guilliermond).



Fig. 4. Levure de Johannisberg II. — Cellules au début du développement. : Le noyau apparaît avec une structure différenciée. Dans quelques cellules, il est en voie de division par amitose. Les corpuscules métachromatiques ne sont pas colorés. (Fixation au picroformol et coloration à l'hématoxyline ferrique) (d'après Guilliermond).

Nous avons rencontré d'ailleurs une structure analogue à celle des levures dans les moisissures que nous avons examinées (fig. 3). On y observe en effet, dans chaque article, des vacuoles remplies de corpuscules métachromatiques et de noyaux, au nombre de plusieurs par article, offrant une structure identique à celui des levures. Quelques-unes de ces moisissures présentent dans leur développement des stades à formes-levures; ces dernières ne diffèrent en aucune façon, par leur structure, des véritables levures; elles renferment un seul noyau. Parfois cependant, dans certaines formes-levures très grosses de *Dematium*, nous avons constaté la présence de plusieurs noyaux.



Ces résultats ont été confirmé par un certain nombre d'auteurs: Rayman et Kruis, Barker (2), Feinberg, Marpman, Janssens et Mertens, Swellengrebel et Fuhrmann, qui admettent l'existence d'un noyau analogue à celui que nous avons décrit. Janssens cependant paraît confondre dans certains cas le noyau et la vacuole.

Plus récemment, Kohl dans son livre „Die Hefepilze“ donne quelques renseignements sur la cytologie des levures. Il constate une structure analogue à celle que nous avons observée: seulement, selon cet auteur, le noyau ne renfermerait pas de nucléole et le corps que nous avons décrit comme tel serait autre chose qu'un cristalloïde de protéine.

Dans un travail plus récent, nous (20) avons discuté l'opinion de Kohl et montré que le noyau des levures est bien pourvu d'un nucléole. Ce corps a parfois une forme irrégulière; tantôt il présente l'aspect d'un croissant accolé à la membrane du noyau, tantôt il est réuni à des trabécules de la charpente chromatique qui viennent s'appliquer contre lui et lui donnent une forme un peu étoilée. Mais en aucun cas il n'offre l'aspect d'un cristalloïde: il présente tout à fait les caractères d'un nucléole et il est illégitime de le considérer autrement.

Wager et Peniston ont tout dernièrement repris la question du noyau des levures et sont revenus à l'ancienne conception de la vacuole nucléaire soutenue autrefois par l'un d'eux. Ils admettent l'existence d'un noyau formé d'une vacuole nucléaire remplie de granulations chromatiques, et d'un nucléole homogène souvent entouré de grains de chromatine plus colorables, qui donnent parfois à ce dernier l'apparence d'une structure. Les corpuscules métachromatiques, selon eux, seraient surtout localisés dans le cytoplasme et ce n'est qu'exceptionnellement qu'on en rencontrerait dans la vacuole nucléaire. Enfin la chromatine pourrait à certains stades, se diffuser dans tout le cytoplasme, notamment pendant période active de la fermentation et pendant la sporulation. A ce moment le cytoplasme devient très chromophile, ce qui prouve qu'il renferme de la chromatine, et en outre il peut contenir des granulations chromatiques. Les réactions de Macallum semblent démontrer l'existence de nucléine dans le cytoplasme de même que dans la vacuole.

En présence de cette divergence de vue, nous (21) nous sommes donc cru obligé de reprendre nos observations sur la cytologie des levures. Nos nouvelles observations qui ont porté surtout sur le *S. cerevisiae*, nous ont amené à confirmer entièrement nos premiers résultats. Nous avons démontré que l'opinion soutenue par Wager et Peniston est absolument insoutenable.

En effet la prétendue vacuole nucléaire de Wager fixe les colorants vitaux. Si l'on place des cellules vivantes de levures, prélevées au début de la fermentation dans une solution très diluée de rouge neutre, on constate que le noyau et le cytoplasme restent

absolument incolores. Le colorant se localise uniquement dans la vacuole qu'il colore d'une manière diffuse et se fixe sur les corpuscules métachromatiques contenus dans cette vacuole; ces corpuscules prennent alors une coloration d'un beau rouge. Contrairement à l'opinion de Wager et Peniston, ces corps sont donc à peu près exclusivement localisés dans les vacuoles et les résultats de Wager et de Peniston ne peuvent être attribués qu'à l'action d'une fixation déficiente. Le noyau et le cytoplasme ne se colorent qu'après la mort de la cellule. Or il est actuellement admis que sauf exceptions très rares les vacuoles sécrétrices et les grains de sécrétion sont seuls susceptibles de prendre les colorants pendant la vie cellulaire.

En outre le nucléole de Wager présente, comme nous l'avions déjà démontré, s'il est convenablement fixé et coloré, une structure très nettement différenciée avec charpente chromatique, nucléole et membrane colorable. Il est identique à celui des autres Champignons. C'est donc la preuve indiscutable que ce corps n'est pas un nucléole comme le pensent Wager et Peniston, mais représente bien un noyau.

Nous avons retrouvé dans le cytoplasme des grains colorables ressemblant à de la chromatine que nous avons désigné sous le nom de grains basophiles et dont nous reparlerons plus loin. Ces corps sont souvent disposés autour du noyau, mais il est facile de les distinguer de cet organite. Ils sont absolument indépendants du noyau et doivent être considérés comme des grains de sécrétion, peut-être en rapport avec la fermentation alcoolique.

Sulc dans les levures symbiotes des Insectes a observé également un noyau avec structure différenciée et une vacuole avec corpuscules métachromatiques.

Pénau (1) de son côté, est arrivé à des résultats analogues avec l'étude des formes-levures de l'*Endomyces albicans*. Il décrit un noyau à structure différenciée, une ou plusieurs vacuoles renfermant des corpuscules métachromatiques, et un cytoplasme rempli de grains basophiles. Enfin plus récemment, Henneberg a décrit un noyau analogue à celui que nous avons observé dans un grand nombre de levures industrielles.

La question du noyau des levures est donc aujourd'hui absolument résolue et ne laisse plus subsister la moindre obscurité.

b) Fusions nucléaires dans les cellules végétatives. — Des fusions nucléaires sans caractère sexuel ont été observé plusieurs fois dans des cellules végétatives des Champignons. Masee a montré que dans un Ascomycète, l'*Hypomyces perniciosus*, les cellules des conidiophores sont toujours binucléées et que les deux noyaux se fusionnent dans les conidies qui en résultent. Le phénomène est resté sous explication. Masee, Maire (2) et Brown (2) ont signalés l'existence de fusions nucléaires dans les cystides des Basidiomycètes et dans cer-



taines cellules nutritives des périthèces des Ascomycètes. D'autre part, Fraser (2) a décrit dans les asques de *Humaria rutilans* des fusions entre les noyaux résultant de la division du noyau secondaire. Les mêmes phénomènes ont été retrouvés par nous dans la même espèce et dans *Peziza Ustinus*. Ces fusions ne se produisent que dans les asques qui n'arrivent pas à maturité. Ils sont suivis de la dégénérescence de l'asque et ont par conséquent un caractère pathologique. Enfin Moreau a constaté chez les Mucorinées des fusions nucléaires dans la columelle des sporanges de *Rhizopus nigricans*. Tous ces phénomènes atteignent surtout les noyaux en voie de dégénérescence et souvent le noyau qui en résulte dégénère rapidement. Ils sont comparables aux fusions nucléaires qui ont été décrites par Strasburger, Ernst, Rosenberg et Bonnet dans les cellules végétatives des Phanérogames. Leur rôle est encore émigmatique.

c) Attitude du noyau pendant la croissance des cellules. — Dans un travail déjà ancien von Iswanffi a montré que le noyau joue un rôle dans la ramification des hyphes. Dans les phases qui précède la formation d'un rameau, il se place à l'endroit où naître le rameau. Guéguen (1) a constaté des fait de même ordre dans la germination des conidies de *Penicillium glaucum*: il a vu les noyaux émigrer aux extrémités du tube germinatif à l'endroit où s'effectue la croissance.

Ce rapport entre le noyau et la croissance n'a pu être retrouvé dans d'autres Champignons. Maire (9) constate que dans les formes-levures de Basidiomycètes, ce n'est que lorsque le bourgeon est bien développé que le noyau de la cellule-mère se divise. De même dans les basides, les spores sont souvent presque entièrement formées avant que son noyau ne s'y introduise. Enfin dans les cellules végétatives des mêmes Champignons, les noyaux se tiennent généralement éloignés des extrémités en voie de croissance.

Nous (5) avons constaté les mêmes faits dans le bourgeonnement des levures: pendant le bourgeonnement, le noyau conserve toujours la position qu'il occupait auparavant, même s'il est à l'extrémité opposé au jeune bourgeon. Ce n'est que lorsque le bourgeon est presque entièrement formé qu'il commence à se diviser.

B. Division nucléaire. — a) Mitose. — La mitose a été observée dans un grand nombre de Champignons. Elle présente toujours le caractère d'une mitose primitive.

La plus primitive que l'on connaisse est celle qui a été observée récemment par Olive (2 et 3) dans l'*Empusa Aphidis* et l'*Empusa sciaræ*, au moment de la formation des conidies. Elle se manifeste d'abord par un changement de forme du noyau qui devient ovale ou prend souvent l'aspect d'un haltère. En même temps, on voit apparaître à l'intérieur de la membrane nucléaire une série de fibrilles parallèles les unes

aux autres qui convergent aux deux pôles du noyau, autour d'un centrosome intranucléaire (fig. 5). Le centrosome montre un centre incolore et une partie périphérique très colorée. Les fibrilles semblent constituées par une substance fondamentale lininienne renfermant une grande quantité de chromatine: par leur contraction, elles distribuent la chromatine entre les deux pôles. Il n'y a pas à proprement parler la plaque équatoriale. La membrane nucléaire persiste pendant toute la durée du phénomène, ce n'est qu'à la télophase qu'elle commence à se résorber. Olive rapproche avec raison cette mitose très primitive de celle qui a été décrite chez certains Infusoires.

Dans une autre Entomophthorées, le *Basidiobolus* (*B. ranarum*, *lacertae* et *myxophilus*), la mitose est beaucoup plus différenciée. Elle

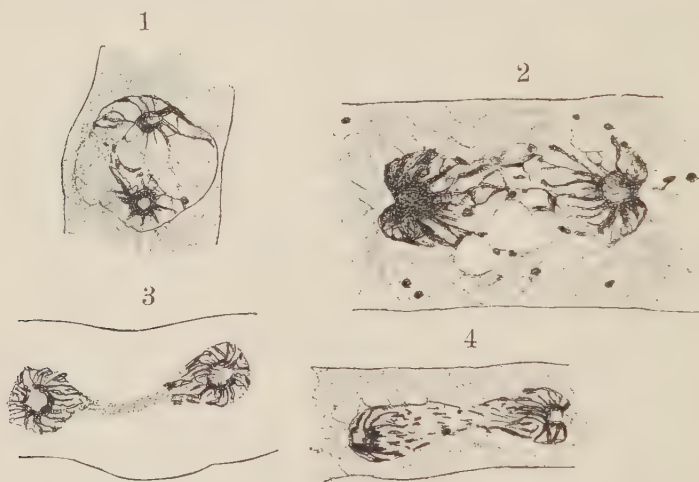


Fig. 5. Stades successifs de la mitose d'*Empusa sciarae* (d'après Olive).

est connue depuis longtemps grâce aux recherches de Flairchild, vérifiées ensuite par Raciborski, Voycicki, Loewenthal et Fries(1).

Olive (4) a repris récemment l'étude de ces mitoses et a pu vérifié la plupart des processus décrits par Flairchild, Raciborski, Voycicki et Loewenthal. Voici d'après des différents auteurs comment s'effectuent ces mitoses aussi bien dans les cellules végétatives que dans la zygospore: A l'état de repos le noyau renferme un gros nucléole et un réseau chromatique. Lors de la division, le nucléole disparaît et semble servir à constituer les fibrilles du fuseau achromatique, puis le réseau chromatique se tronçonne en chromosomes (fig. 6). Ceux-ci se placent au milieu d'un fuseau achromatique formé tout entier à l'intérieur de la membrane nucléaire, qui ne se résorbe qu'après l'apparition de ce fuseau. Ils constituent



ainsi une plaque équatoriale. Ces chromosomes se présentent sous forme de petites granulations: ils sont très nombreux, Flairchild en compte au moins 20. Olive les estime à environ 60. Le fuseau achromatique se termine à chaque pôle par un centrosome en forme de disque ou de croissant environné d'une masse granuleuse d'archo-plasme d'où partent des radiations astériennes. La division des

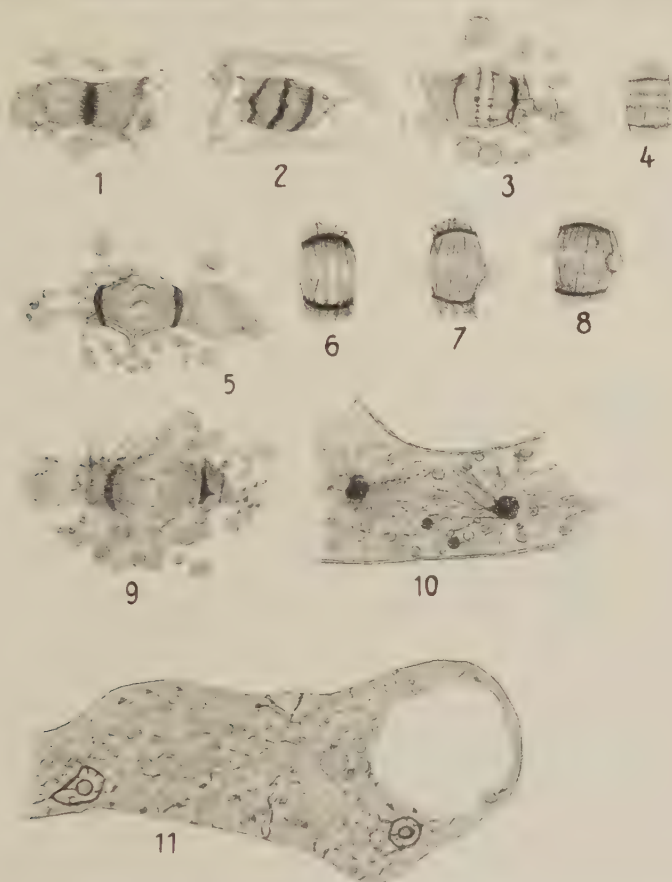


Fig. 6. Divers stades de la mitose des filaments végétatifs du *Basidiobolus*. 1 et 2 Plaque équatoriale. 3 et 4 Anaphase. 5 à 10 Téphase. 11 Formation de la cloison transversale après reconstitution des deux noyaux-fils et disparition du fuseau achromatique (d'après Olive).

chromosomes n'a pu être observée. A l'anaphase, les chromosomes émigrent aux pôles; puis à la télophase, le fuseau se coupe en deux à l'équateur et un espace hyalin apparaît entre les deux demi-fuseaux ainsi formés. Cette zone hyaline disparaît ensuite et les noyaux-fils se constituent pendant que les restes du fuseau achromatique se résorbent.

Dans les Péronosporées, les mitoses ont été décrites par Wager (1), Berlese, Stevens (1 à 3), Ruhland (2), Rosenberg et plus récemment par Krüger.

D'après ces différents auteurs, elles s'effectue à l'intérieur de la membrane nucléaire qui ne se résorbe qu'à la fin du phénomène. Le nucléole persiste jusqu'à la fin de la télophase. Il n'a pas été observé de centrosomes. Les chromosomes sont tellement petits qu'il n'a pas été possible de les compter d'une manière précise. Wager (1) en compte

de 12 à 16 dans l'oogone d'*Albugo candida*. Berlese trouve le même nombre dans l'oogone de l'*Alb. portulacae*: il observe 32 chromosomes dans les mitoses qui suivent la fécondation et retrouve le nombre de 16 pendant la germination de l'oospore. Krüger constate aussi environ 16 chromosomes dans la première mitose

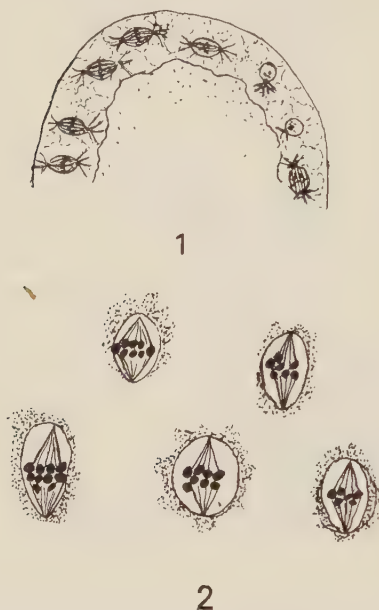


Fig. 7. 1 Mitose des Saprolegniées. 1 Dans l'oogone de *Saprolegnia monoica* (d'après Claussen). 2 Mitose de l'oogone de *Pythium de Baryanum* (d'après Miyake).

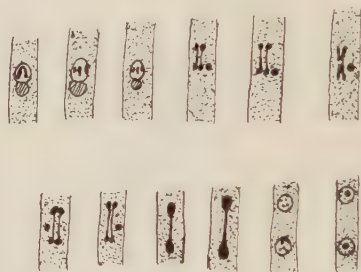


Fig. 8. Stades successifs de la mitose dans *Ancylistes Closterii* (d'après Dangeard).

du noyau de copulation de l'oosphère d'*Alb. candida* et de *Peron. Ficariae*.

La mitose a été observée dans les Saprolegniées dans les gamétanges et dans le mycélium végétatif par Trow (1, 2 et 3), Hartog (1 et 2), Davis (3), Miyake et Claussen (3). Elle présente tout à fait les mêmes caractères que celle de Péronosporées. La membrane nucléaire et le nucléole persistent pendant tout le phénomène. Claussen a pu mettre en évidence des centrosomes entourés de radiations dans *Saprolegnia monoica* (fig. 7).

Le nombre des chromosomes est difficile à compter. Hartog décrit 4 chromosomes dans les mitoses de l'oogone d'un *Saprolegnia*.



Trow (3) en compte 4 dans l'oogone d'*Achlya americana*. Dans *Achlya de Baryana* et *Achl. polyandra*, le même auteur (4) observe 8 chromosomes à la première mitose de l'oogone et 4 à la seconde. Davis (3) retrouve 4 chromosomes dans *Saprolegnia mixta*. Miyake en distingue 4 dans l'oogone de *Pythium de Baryanum*.

Dangeard (9) a observé dans le thalle d'un *Ancylistes* (*Anc. Closterii*) une mitose assez différente de celle-ci. Le noyau à l'état de repos offre un gros nucléole et de petits karyosomes. La mitose s'annonce par une augmentation de volume du nucléole qui gagne la périphérie du noyau et finit par devenir extérieur à celui-ci (fig. 8). Pendant ce temps, les karyosomes font place à une sorte de cordon recourbé en arc qui représente le spirème celui-ci se tronçonne en 2 chromosomes. Le fuseau apparaît à ce moment et le nucléole se place à l'un de ses pôles où il prend l'aspect d'un croissant. Les 2 chromosomes se divisent et leurs moitiés émigrent aux deux pôles où se constituent les deux noyaux-fils. Pendant ce temps, le nucléole se résorbe.

Les mitoses de Mucorinées offrent des caractères voisins

des précédentes. Elles ont été pressenties par Leger et décrites par Hartmann (1), mais c'est presque exclusivement aux travaux récents de Moreau (1) qu'on en doit la connaissance précise. Cet auteur les a observé dans le mycélium et les zygosporos de diverses espèces de *Mucor* et de *Rhizopus*. Le noyau à l'état de repos renferme un gros nucléole; parfois il présente un centrosome situé près de sa membrane, sur la face de celle-ci.

Au début de la division, la membrane nucléaire et le nucléole se résorbent (fig. 9). Le stade de la plaque équatoriale montre un fuseau étroit terminés à ses deux extrémités par un centrosome. On compte

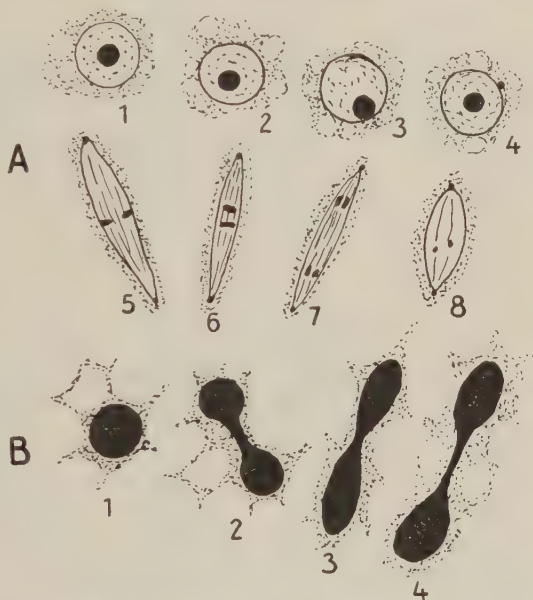


Fig. 9. A. *Mucor species*. 1 à 4 Noyaux à l'état de repos. 5 à 8 Premiers stades de la mitose, dans un filament. B. *Rhizopus species*. 1 Noyau de la columelle, à l'état de repos. 2 à 4 Amitoses dans la columelle (d'après Moreau).

sur la plaque équatoriale 2 chromosomes: chacun se dédouble et, au stade ultérieur, on trouve 4 chromosomes se dirigeant deux par deux vers les centrosomes.

On retrouve dans les Basidiomycètes des mitoses qui diffèrent peu des précédentes, mais qui sont beaucoup mieux connues. C'est dans la baside des Autobasidiomycètes et dans le promycélium des Urédinées, où le noyau est relativement gros qu'elles ont été surtout observées.

Dans les Urédinées, la mitose a été décrite par Poirault et Raciborski et surtout précisée par Sappin-Trouffy et Juel (2). Elle

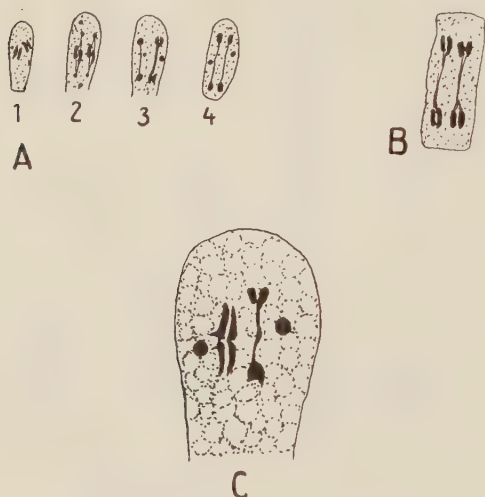


Fig. 10. A. 1 à 4 Divers stades de la mitose conjuguée dans les cellules-mères des basides de *Lycoperdon piriforme*. B. Mitose conjuguée d'une cellule du sous-hyménium d'*Hygrophorus lucorum*. C. Mitose conjuguée d'une cellule-mère de téléospore de *Puccinia Liliacearum* (d'après Maire).

a été reprise ensuite par Maire (2). Les résultats de ces trois derniers auteurs sont assez concordants. Dans les mitoses du promycélium, le fuseau est nettement visible et paraît être d'origine cytoplasmique, car jamais on ne le voit se former complètement à l'intérieur de la membrane intacte. La membrane et le nucléole se résorbent dès le début de la prophase. Les chromosomes sont au nombre de 2 dans toutes les espèces. Il n'y a pas de centrosomes visibles.

Les mitoses du mycélium végétatif ne laissent pas distinguer de fuseau.

En outre, dans les cellules binucléées, la mitose est dite conjuguée, c'est-à-dire, que les deux noyaux, se divisent côte à côte et simultanément (fig. 10). Chacun offrent 2 chromosomes. Toutefois, la question du nombre des chromosomes n'est pas encore entièrement élucidée et des recherches plus récentes n'ont pas confirmé les résultats des auteurs précédents. Holden et Harper ont compté dans le promycélium de *Coleosporium Sonchi arvensis* à 6 à 10 chromosomes. De son côté, Blackman dans le promycélium de *Phrag. violaceum* observe environ 10 chromosomes à la première mitose. D'après cet auteur, les deux chromosomes observés par Maire, ne seraient pas de véritables chromosomes, mais de masses chromatiques constituées



de plusieurs chromosomes plus ou moins réunis entre eux (fig. 11. Les vrais chromosomes n'apparaîtraient distinctement que dans la première mitose. Christman (1), Olive (4) et Dittschlag semblent se ranger à cet avis. En outre, ces botanistes sont parvenus à différencier des centrosomes et des asters qui n'avaient été observés par aucun des auteurs précédents. La question des chromosomes n'est donc pas encore résolue. Cependant Maire attribue ces résultats à l'existence dans la première mitose qui est hétérotypique d'un double partage des chromosomes. Nous reviendrons sur cette question à propos de la sexualité.

Les mitoses des Autobasidiomycètes sont plus connues. C'est Dangeard, puis Wager qui l'ont observé pour la première fois, mais c'est Juel (1 et 2) et surtout Maire (2 et 5) qui l'ont étudiées avec précision.

La première mitose de la baside présente des caractères particuliers que nous laisserons de côté ici sur lesquels nous reviendrons plus tard : elle est hétérotypique.

Elle s'effectue exactement comme dans les Urédinées. La membrane se résorbe dès le début de la prophase ainsi que le nucléole. On constate souvent que, lorsque la mitose est apicale, le noyau, au moment où il entre en prophase, est attiré vers une sorte de *nebenkern*, masse archophasmique qui s'est formée au sommet de la cellule et qui semble fournir la plus grande partie des matériaux des fibrilles achromatiques. Le fuseau est surtout d'origine cytoplasmique. Il est limité à chaque pôle par un centrosome entouré de fibrilles archophasmiques. Selon Maire, les centrosomes auraient une origine nucléolaire : en effet, lorsque le centrosome initial apparaît, il est souvent relié par un mince filet au nucléole. Le nombre des chromosomes est toujours de 2.



Fig. 11. Diverses stade de la mitose dans le promycélium de *Phragmidium violaceum* (d'après Blackman).

Les divisions des cellules binucléées du mycélium végétatif s'accomplissent par mitoses conjuguées (fig. 10) comme dans les Urédinées et présentent des phénomènes analogues à ceux des mitoses de la baside, mais moins nets; le nombre des chromosomes est aussi de 2.

Petri a observé dans la première mitose de la baside d'*Hydnangium carneum* 5 à 6 chromosomes, mais ce résultat est contesté par van Bambeke (3) qui compte dans la même espèce 2 chromosomes. Toutefois Wager a récemment observé 4 chromosomes dans les mitoses conjuguées de *Mycena galericulata*. Mais les résultats de Maire ont été entièrement confirmés par les travaux récents de Fries (3) dans les mitoses des basides de *Nidularia pisiformis*, ainsi que par ceux de Kinep et Poirault (2) dans diverses espèces.

Les mitoses des Ascomycètes supérieurs ont fait l'objet d'un nombre considérable de travaux et l'on peut dire que ce sont aujourd'hui les mieux connues des mitoses des Champignons. Les recherches se sont presque uniquement localisées dans les mitoses de l'asque: les dimensions considérables de cette cellule et de son noyau permettent en effet mieux que partout ailleurs de suivre la division nucléaire dans tous ses détails. Dans le mycélium végétatif, au contraire, la petitesse du noyau n'a généralement pas permis jusqu'ici de suivre la division nucléaire.

Les premières observations sont dues à Gjurasin qui a décrit les mitoses de l'asque de *Pustularia vesiculosa*. Mais ce sont surtout les travaux de Harper (2, 4, 7 et 9), les nôtres (10, 11 et 23), celles de Maire (4) et celles de Faull (1 et 3) qui ont précisées cette étude.

Les résultats de Harper, Maire, Faull et les nôtres sont suffisamment concordants pour que nous puissions les décrire ensemble. Les mitoses des Ascomycètes, d'après ces résultats, appartiennent au même type que celles des Péronosporées et des Saprolegniées. Elles s'effectuent entièrement dans l'intérieur de la membrane nucléaire dont la paroi ne se résorbe qu'à la fin de la télophase. Le noyau à l'état de repos renferme un gros nucléole et un réseau chromatique formé de linine et de granulations chromatiques. Au début de la prophase, on voit se former au milieu ou sur un côté du noyau un groupe de granulations chromatiques, entourées de quelques brides de linines: ce sont les chromosomes. Bientôt la linine disparaît complètement et on voit se former un fuseau traversant le noyau suivant son axe longitudinal. Celui-là se termine à chacun de ses pôles par un centrosome homogène d'où partent les radiations astériennes. Les chromosomes se placent alors au milieu du fuseau en une plaque équatoriale (fig. 68 et 69). A la métaphase, ils se dédoublent chacun et les chromosomes-fils qui résultent de cette division vont se placer aux deux pôles du fuseau. L'ascention des chromosomes ne s'accomplit



pas simultanément et l'on observe des stades de fin de métaphase où les chromosomes se trouvent disséminés sur toute la longueur du fuseau. La première division présente les caractères d'une mitose hétérotypique, aussi laisserons-nous de côté tout ce qui concerne les processus de formation et de division des chromosomes dont nous parlerons en étudiant la sexualité des Ascomycètes. Une fois parvenus à chacun des pôles, les chromosomes ne tardent pas à se souder les uns aux autres : ils constituent alors à chacune des extrémités du fuseau, un peu au-dessous du centrosome, une plaque chromatique plus ou moins homogène. Le fuseau achromatique s'allonge alors considérablement amenant la rupture de la membrane nucléaire et écartant les deux plaques chromatiques qui se reconstituent bientôt en deux noyaux-fils et forment chacun un nucléole. Le nucléole du noyau-père persiste pendant tout le phénomène, et même après la formation des noyaux-fils. Ce n'est que lorsque ceux-ci entrent en mitose qu'ils commencent à se désagréger en petits grains et à se dissoudre. Son rôle est donc énigmatique.

Les détails de la formation du fuseau achromatique, ainsi que l'origine du centrosome et de son aster sont encore discutés. D'après Harper, Maire, Sands et nous, on observe au début de la prophase un centrosome d'où partent une série de fibrilles achromatiques intranucléaires qui rayonnent du côté des chromosomes situés au milieu du noyau. Ce centrosome se divise ensuite en 2 centrosomes-fils autour de chacun desquels se groupe un faisceau de fibrilles achromatiques. A ce moment, les deux centrosomes, étant tout près l'une de l'autre, les deux faisceaux de fibrilles constituent deux demi-fuseaux presque parallèles. Bientôt, les centrosomes s'écartent l'un de l'autre et se placent aux deux pôles du noyau pendant que les deux demi-fuseaux se soudent par le milieu et constituent le fuseau achromatique longitudinal tel qu'il s'observe au stade de la plaque équatoriale. Seulement les auteurs ne s'accordent pas sur l'origine du centrosome et l'aster.

Pour Harper, le centrosome se rencontre dans certaines espèces à la périphérie du noyau à l'état de repos ; il est donc permanent, tandis que dans d'autres il n'apparaît qu'au début de la mitose. En outre, il est extranucléaire et situé sur la face externe du noyau. Il est entouré d'un aster qui se divise avec le centrosome de telle sorte que les deux centrosomes s'écartent l'un de l'autre avec chacun leur aster. Sands a montré également que, dans *Microsphaera alni*, le centrosome est un organite permanent qui se rencontre aussi bien autour des noyaux au repos des hyphes ascogènes et des asques que pendant la mitose. Enfin le même auteur, le considère comme extranucléaire et se range à l'opinion de Harper pour ce qui constitue la formation des asters. Faull admet aussi, que le centrosome est extranucléaire.

Au contraire, Maire le considère comme intranucléaire. En outre, il observe une formation des asters un peu différente de celle qui est décrite par Harper et Sands. Pour lui, le noyau s'entoure d'irradiations archophasmiques sur toute sa surface, dès le début de la prophase. Lorsque les 2 centrosomes sont venus se placer aux deux pôles du noyau, les radiations qui se trouvent à leur voisinage viennent converger autour d'eux pour constituer les asters, tandis que celles qui occupent les autres régions de la périphérie du noyau disparaissent.

Quant à nous, nous nous sommes montrés plus réservés que Maire sur l'origine du centrosome; sans nier la possibilité que le centrosome ait une origine nucléaire, nous avons fait remarquer que si le centrosome au début paraît souvent logé à l'intérieur de la membrane nucléaire, cela peut tenir à une illusion d'optique, au fait que le centrosome occupe une situation tel qu'il est vu par transparence.

Les recherches plus récentes de Dangeard (10), Fraser et Welsford, Fraser et Brooks, Carruthers, Brooks, Brown, Claussen n'ont fait que confirmer les résultats essentiels des auteurs précédents.

La mitose présente parfois des caractères spéciaux dans certaines espèces: c'est ainsi que dans *Humaria rutilans*, nous avons décrit une mitose qui s'écarte un peu du type précédent. La résorption de la membrane nucléaire est plus précoce et s'opère généralement à la métaphase ou au début de l'anaphase. Enfin, les chromosomes, au lieu d'être réduits à l'état de petits grains, ont une dimension relativement considérable, ils sont presque aussi gros que ceux des mitoses classiques des Phanérogames.

Récemment, Arnaud a observé dans l'asque d'une *Fumagine*, (*Capnodium meridionale*) des mitoses qui présentent des caractères un peu intermédiaires entre celles des Basidiomycètes et celles des autres Ascomycètes. Dans ces mitoses, la membrane nucléaire ainsi que le nucléole se résorbent dès le début de la prophase.

Il résulte de toutes les recherches que nous venons d'énumérer que le nombre des chromosomes est variable d'une espèce à l'autre, contrairement à l'opinion accréditée par certains auteurs qui pensaient que toutes les espèces d'un même groupe de Champignons devaient avoir le même nombre de chromosomes. On a trouvé, selon les espèces, 2, 4, 5, 8, 10, 16 chromosomes. C'est là un fait définitivement établi qui résulte surtout de nos recherches.

La mitose est peu connue dans les Ascomycètes inférieurs, elle a été décrite autrefois par Sadebeck et Fisch dans l'asque de diverses *Exoascées*. Plus récemment Ikeno (1) l'a retrouvé dans *Exoascus cerasi* et *pruni*. Selon cet auteur, la chromatine nucléaire résiderait dans le nucléole. Pendant la première phase de la mitose, le nucléole



perdrait une notable partie de sa substance qui servirait à constituer la fuseau achromatique, tandis que le reste se transformerait en un unique chromosome. A la métaphase, celui-ci se dédoublerait et les 2 chromosomes-fils se répartiraient aux deux pôles. Dans les autres espèces examinées par cet auteur, la division nucléaire s'accomplirait par une sorte d'amitose dont nous parlerons plus loin.

Dans l'asque des levures, Janssens et Leblanc, puis Wager (3) et plus récemment Wager et Peniston ont décrit une mitose. D'après ces deux derniers auteurs, cette mitose serait très primitive et se rapprocherait de celles qu'on observe dans certains Protozoaires: la vacuole nucléaire disparaîtrait et les grains de chromatine contenus dans cette dernière se disséminerait dans le cytoplasme, puis se grouperaient autour du nucléole. Celui-ci se diviserait par étranglement et les grains chromatiques qui l'entourent se répartiraient en nombre à peu près égaux autour des deux nucléoles-fils pour constituer deux nouveaux noyaux. Au contraire Kohl observe dans l'asque une division amitotique. Nous avons montré à plusieurs reprises (6 et 20) que les observations de Janssens et Leblanc, Wager, Wager et Peniston, pas plus que celles de Kohl, ne sont exactes. Lors de la sporulation, le cytoplasme se remplit de grains basophiles pris par Wager et Peniston pour des grains de chromatine et le noyau devient difficile à observer. Il est impossible de suivre sa division qui se manifeste seulement par des stades à 2, puis à 4 noyaux. Certains aspects du noyau permettent d'admettre cependant que le noyau subit une mitose analogue à celle qu'on observe chez les Ascomycètes supérieurs. En tous cas, aucun fait ne paraît en faveur d'une division amitotique.

Dans l'asque des *Endomyces*, nous avons observé des figures, qui semblent se rapporter à des mitoses. Dangeard a décrit aussi des mitoses dans l'asque de deux Hémiascées, le *Prostacus subuliformis* et le *Dipodascus albidus*.

b) Amitose. — L'amitose paraît très fréquente chez les Champignons et il est très probable que c'est par ce processus que le noyau se divise dans le mycélium végétatif de beaucoup de Champignons. On sait cependant que dans les Saprologniées (Trow), dans les Basidiomycètes (Sappin-Trouffy, Maire etc.) dans les Entomophthorées (Olive) et dans les Mucorinées (Moreau), le noyau se divise presque constamment par mitose dans le mycélium végétatif. On ne constate l'amitose que dans les filaments âgés (Maire (2), Moreau (1)). Dans les Ascomycètes, la mitose n'a guère été observée en dehors des asques que dans les hyphes ascogènes; dans le mycélium végétatif elle n'a été signalée que très rarement. Dangeard (4 et 6) l'a décrite dans *Sphaerotheca Humuli*, Foex (1) dans plusieurs espèces d'Erysiphacées, et Faull (3) dans les Laboulbéniciées.

Partout ailleurs, la division nucléaire est rendue très difficile à observer par suite la petitesse du noyau. Elle a été observée par Guégen (1) dans le *Sterigmatocytis auricoma* et dans le *Penicillium glaucum*. Dans ces deux Champignons, l'auteur décrit le noyau à l'état de repos comme une vésicule nucléoplasmique avec un gros corps nucléoliforme. Il considère ce dernier comme représentant la chromatine du noyau et lui donne le nom de chromoblaste. Enfin souvent, il trouve à côté du noyau un corps plus petit qui lui paraît être un centrosome. Dans le *St. auricoma* la division nucléaire est représentée par des figures où le noyau revêt la forme d'un biscuit avec un chromoblaste aux deux extrémités, le reste est occupé par le nucléoplasme incolore. Dans le *Pen. glaucum*, la division consiste en un étirement du noyau, qui prend la forme d'un haltère allongé dont les deux renflements s'isolent par rupture du manche. Dans les deux cas, l'auteur observe souvent en même temps que la division nucléaire, la division par étranglement du centrosome. Guégen considère les figures de division nucléaire du *St. auricoma* comme des stades d'anaphase d'une mitose, tandis qu'il admet que la division du *Pen. glaucum* s'opère par amitose.

Nous (1 et 6) avons eu pour notre part l'occasion de rencontrer souvent dans divers Champignons (*Pen. glaucum*, *Ster. nigra*, *Oidium lactis*, *Botrytis cinerea*, *Dematium*) des stades de divisions nucléaires tout à fait comparables à ceux décrits par Guégen. Le noyau présentait la structure décrite par cet auteur, seulement, comme dans les cas les plus favorables, il montrait en dehors du chromoblaste de Guégen, un réticulum chromatique ou de fins granules de chromatine, nous avons admis que le chromoblaste représente le nucléole et que la chromatine très pauvre est difficile à distinguer dans le nucléoplasme. Les figures de division ne se traduisent donc que par une division soit par scission transversale, soit par allongement suivi d'étranglement du nucléole, la chromatine restant le plus souvent invisible. Aussi nous avons considéré les deux formes de division décrites par Guégen comme des divisions amitotiques. Nous n'avons jamais retrouvé le centrosome figuré par Guégen.

Plus récemment dans les filaments jeunes, en voie de croissance de diverses Endomycétacées (*End. Magnusii* et *fibuliger*), nous avons retrouvé des figures nucléaires analogues qui ne semblent laisser aucun doute sur leur nature amitotique. De son côté, Péneau (2) a toujours observé l'amitose dans la division nucléaire de *Sporotrichum Beurmanni*.

Enfin, dans le bourgeonnement des levures, l'amitose semble être la règle. Møller, Janssens et Leblanc, Bouin, Wager, Wager et Peniston, sont d'accord pour admettre que le noyau se divise toujours par amitose pendant le bourgeonnement. C'est aussi le



résultat que nous (6) avons obtenu dans nos recherches sur la cytologie des levures. Voici selon nous comment s'opère cette division. Tantôt le noyau, pauvre en chromatine, ne laisse distinguer que son nucléole, tantôt il montre à la fois un réticulum chromatique et un nucléole. La division s'effectue par allongement suivi d'étranglement du noyau. Le nucléole se divise de la même manière et pendant ces phénomènes, le réticulum, quand il est visible, apparaît réparti également dans toute la figure nucléaire, sans orientation.

Toutefois, nous (13) avons observé dans *Willia Saturnus* des figures formées par un noyau un peu allongé, renfermant à ses deux pôles une plaque chromatique et au milieu un nucléole, et qui nous semblent devoir représenter des stades d'anaphase d'une mitose.

Nos résultats ont été contestés par Swellingrebel et Fuhrmann qui ont constaté que la division nucléaire dans le bourgeonnement des levures s'effectue toujours par mitose. Mais les figures de ces auteurs sont peu démonstratives, et nous (20) avons montré dans une étude récente que leur interprétation est inexacte. Nos recherches ont d'ailleurs été confirmées par Kohl, Wager et Peniston et tout dernièrement par Péneau. Aussi doit-on considérer comme définitivement établi que la division nucléaire des levures pendant le bourgeonnement s'effectue toujours par amitose, sauf dans des cas exceptionnels. L'amitose a été décrite également par Maire (1), et par nous dans les formes-levures d'*Ustilaginées*.

Une forme particulière d'amitose a été observée par Ikeno (1): cet auteur a décrit chez un assez grand nombre d'espèces d'*Exoascées* (*Tapbrina indigenus*, *T. Kusanoi*, *T. Johansonii* et *Exoascus deformans*) des processus de division tout à fait spéciaux qui rappellent ce qui a été signalé dans un certains nombre de Protozoaires. Le noyau de l'asque est constitué par un nucléole énorme et une substance fondamentale finement granulée. Ce nucléole que l'auteur désigne sous le nom de corps à chromatine, ne serait pas un véritable nucléole, mais la partie chromatique du noyau. Le noyau se divise par mitose, mais celle-ci s'accomplit d'une manière très irrégulière et aboutit à une sorte de fragmentation du noyau en un grand nombre de petites granulations chromatiques de dimensions variables, disséminées dans le cytoplasme. En un mot le noyau se transforme de la sorte en un *système chromidial*. Un certain nombre des granules se dissolvent, tandis que les autres s'entourent de cytoplasme et deviennent les noyaux des spores. Ces phénomènes souvent décrits chez les Protozoaires, n'avaient jamais été constaté jusqu'ici chez les Champignons. Aussi il y a lieu d'être très réservé sur les résultats de Ikeno et pour notre part nous admettons difficilement son interprétation. Il se pourrait qu'il y ait simplement dans l'asque un envahissement du cytoplasme par des grains basophiles ou de corpuscules métachromatiques pris à tort par

l'auteur pour des grains de chromatine résultant d'une pulvérisation des noyaux. En tout cas, la question mérite d'être reprise.<sup>1)</sup>

### C. Produits différenciés du cytoplasme.

A. Cœnocentres. Un certain nombre d'auteurs ont montré l'existence dans l'ooplasme des Péronosporées d'un corps d'aspect réfringent, retenant fortement les colorants, qui se trouve à côté du noyau reproducteur femelle. Ce corps, qui a été désigné sous le nom de cœnocentre, offre à peu près les dimensions des noyaux avec lesquels il peut facilement se confondre; il n'apparaît qu'au moment de la différenciation de l'ooplasme et se resorbe après la fécondation. Il résulte des recherches de Wager (4) et de Stevens (1, 2 et 3) et Rosenberg que ce corps jouerait un rôle dynamique: il exercerait une attraction d'abord sur les noyaux femelles et ensuite sur le tube anthéridien et sur les noyaux mâles. A ce point de vue, il serait comparable dans une certaine mesure à un centrosome.

Dans l'ooosphère des Saprologniées, Trow (3) a décrit des corpuscules spéciaux qu'il désigne sous le nom d'ovocentres. Ces corps seraient constitués d'un centrosome et d'une astrosphère. Ils ne se rencontreraient qu'au voisinage des noyaux reproducteurs femelles et mâles. Les autres noyaux de l'oogone et de l'anthéridie en seraient dépourvus. Pour Davis (2), les ovocentres seraient comparables aux cœnocentres des Péronosporées. Ils auraient un rôle purement dynamique. Ce seraient des corps transitoires qui naîtraient dans le cytoplasme au moment de la fécondation. Davis leur attribue une action chimiotactique sur les noyaux mâles. Dans des recherches récentes, Claussen a mis en évidence, à dans *Sapp. monoica*, côté de chaque noyau, la présence constante d'un centrosome, et il pense, comme Trow, que l'ovocentre n'est autre chose qu'un centrosome ordinaire. Toutefois, Kasanowsky a observé dans l'ooplasme d'*Aphanomyces laevis* un ovocentre assez analogue au cœnocentre des Péronosporées.

---

<sup>1)</sup> Rappelons à ce sujet que la théorie chromidiale soutenue par R. Hertwig, Goldschmidt et un certain nombre d'auteurs tend de moins en moins à être admise. Si certains organismes inférieurs (Bactéries, Protozoaires etc.) semblent présenter un noyau plus ou moins mélangé au cytoplasme, sous forme de granulations ou de réseau chromatique disséminés dans la cellule, il paraît maintenant démontré que dans le cas où le noyau est nettement différencié, il ne peut se transformer en chromidies, ni expulser des chromidies au dehors de sa membrane. Les chromidies qui ont été décrites dans beaucoup de cellules de Protistes ont été mal caractérisées et semblent se rapporter tout simplement à des mitochondries ou à des grains de sécrétion divers (corpuscules métachromatiques etc.). (Voir à ce sujet les recherches de Fauré-Fremiet et Dangeard (11).)



**B. Mitochondries.** — On sait par les recherches récentes d'un certain nombre d'auteurs que le cytoplasme de la plupart des cellules des Phanérogames renferment de nombreuses mitochondries. Nos recherches ont établi d'une manière définitive, que c'est au dépens de ces organites que se différencient les plastes (chloro-chromo- et leucoplastes). On sait d'autre part que les résultats obtenus en cytologie animale par un grand nombre d'auteurs ont montré que les mitochondries paraissent être des éléments constitutifs du cytoplasme qui se rencontrent dans toutes les cellules et qui sont destinées à élaborer la plupart des produits de sécrétion et de différenciation de la cellule (graisses, fibrilles musculaire etc.). Il est donc infiniment probable que les Champignons doivent renfermer des mitochondries et que les nombreux produits de sécrétion que l'on observe dans leurs cellules (corpuscules métachromatiques, gouttelettes de graisses, glycogène, etc.) sont élaborés aux dépens mitochondries. Malheureusement les recherches de cytologie des Champignons n'ont pas été orientées jusqu'ici sur cette question d'une importance pourtant capitale. Nous (24) avons eu le premier l'idée de chercher à différencier les mitochondries dans les cellules d'un certain nombre de Champignons (moisissures, levures, asques des Ascomycètes supérieurs). Nos recherches ne nous ont pas permis de différencier les mitochondries, ni dans les moisissures, ni dans les levures, sans doute parceque les techniques ordinaires sont insuffisantes pour les fixer et les colorer. Aussi y aurait-il lieu de poursuivre ces recherches en modifiant la technique. Les résultats que nous avons obtenus dans *Peziza vesiculosa* donnent espoir que l'on retrouvera des mitochondries dans les autres Champignons. En effet dans les jeunes asques de cet Ascomycète, nous avons observé de nombreuses mitochondries. Celles-ci étaient dissiménées un peu dans tout le cytoplasme, mais spécialement localisés dans la région perinucléaire. Elles se présentaient sous forme de chondriocontes rectilignes, ou incurvés (fig. 12).



Fig. 12.  
Jeune asque  
de *Pustularia*  
*vesiculosa*  
montrant des  
chondrio-  
contes, sur-  
tout autour  
du noyau.  
(Méthode de  
Regaud)  
(d'après  
Guillier-  
mond).

Depuis, Rudolph a réussi à mettre en évidence des éléments qui semblent être des mitochondries dans une espèce non déterminée d'*Achyla*. Au contraire, il n'a pas trouvé de mitochondries dans diverses autres Champignons (Mucorinées et Basidiomycètes).

**C. Cœnosphères, Elaïoplastes, Grains basophiles.** — Dangeard (2 et 3) a observé depuis longtemps dans les asques et les basides, pendant la première mitose, l'apparition dans le cytoplasme de corps sphériques d'aspect oléagineux, colorables par l'hématoxyline et la fuchsine acide. Ces corps, qui rappellent un peu pyrénoides par leurs

propriétés vis à vis des colorants, sont au nombre de deux et répartis aux deux pôles du noyau. Ils ne sont pas altérés par les solvants des graisses, ce ne sont pas des globules graisseux. Dangeard les a considérés d'abord comme des centrosomes.

Wager qui les a observés dans les basides les décrit comme des sphères archoplasmiques.

Les mêmes corps ont été retrouvés par Dangeard (6 et 8) dans les zoospores de *Polyphagus Englenae* et dans les conidies de *Bactridium flavum*. Ils peuvent être nombreux et de dimensions variables (fig. 13). Dangeard les rapproche des cénocentres des Péronosporées et leur donne le nom de cénosphères. Il serait disposé à les considérer comme des plastes jouant un rôle dans l'élaboration du glycogène.

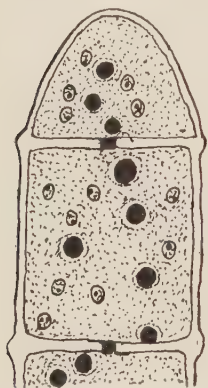


Fig. 13. Conidie de *Bactridium flavum* avec noyaux, cénosphères et communications protoplasmiques (d'après Dangeard).

Ces corps sont probablement identiques à des corpuscules signalés par Dittrich dans les Helvellinées. Cet auteur décrit autour du noyau des jeunes asques des corps qu'il désigne sous le nom de *neben-nucléoles*. Il en observe aussi dans l'épiplasme autour des spores et dans les spores elles-mêmes. Ce serait, d'après lui, des éléments dérivés du noyau qui joueraient un rôle dans la formation de la membrane des spores.

Maire (2) a retrouvé les mêmes corps dans les basides de *Coriolus versicolor* et de *Cantharellus cinereus* et les a différenciés par l'hématoxyline ferrique. Il a constaté aussi dans *Boletus tessellatus* l'existence de corpuscules très voisins, sinon identiques, qui sont souvent environnés d'un globule de graisse et qu'il assimile à des élaïoplastes.

Maire (4) a mis en évidence des corps de même nature dans les asques de plusieurs Ascomycètes: ceux-ci sont surtout nombreux dans les asques de *Galactinia succosa* et de *Morchella esculenta* où ils sont disposés tout autour du noyau. Lagarde observe les mêmes formations dans d'autres espèces.

Nous avons nous-mêmes (12) retrouvé ces corps dans les asques de plusieurs espèces d'Ascomycètes. Ils sont toujours répartis autour du noyau: tantôt ils sont rares et très petits, tantôt ils sont très nombreux et quelques fois assez gros comme dans *G. succosa*. Pendant les mitoses, ils disparaissent partiellement, puis réapparaissent autour des noyaux-fils ce qui pourrait les faire considérer comme des produits de réserves utilisés par le noyau.

Il est probable aussi que ce sont des corpuscules analogues que Carruthers a observé dans les jeunes asques d'*Helvella crispa* et considère comme des grains de chromatine expulsés du noyau, origine qui nous paraît très contestable (fig. 14).

Poirault (2) a retrouvé tout récemment des cornosphères dans les basides de plusieurs espèces d'Autobasidiomycètes et les considère comme des produits de réserve servant à la nutrition des spores.

Les recherches de Maire ont montré aussi, dans la plupart de cellules de Basidiomycètes et les Ascomycètes, l'existence de nombreuses granulations basophiles plus petites, se colorant par l'hématoxyline ferrique et le fuchsin acide. Ces granulations sont particulièrement abondantes dans les cellules sécrétrices. Elles paraissent très voisines des précédentes.

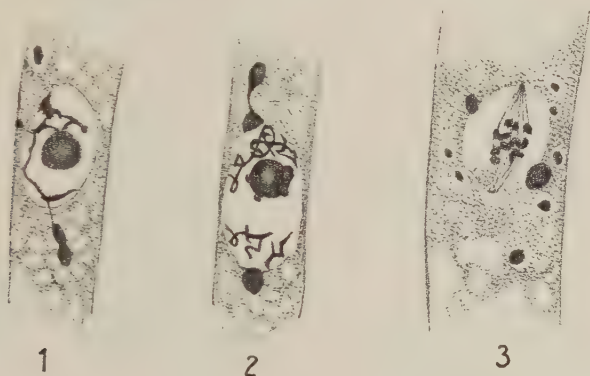


Fig. 14. Jeunes asques d'*Helvella crispa*. 1 et 2 Noyau à l'état de repos expulsant dans le cytoplasme des grains de chromatine. 3 Première mitose de l'asque. Le noyau est environné par des grains de chromatine situés dans le cytoplasme et expulsés par le noyau dans le stade précédent (d'après Carruthers).

Des grains de même nature ont été signalés dans les levures. Kohl les décrit comme des cristalloïdes de protéine. Nous (20 et 21) avons suivi leur évolution plus récemment dans la levure de bière. Ces corps sont peu nombreux au début du développement et situés au voisinage du noyau, quelquefois entièrement accolés à sa paroi. Plus tard pendant la période active de la fermentation, ils deviennent très nombreux et se répartissent dans tout le cytoplasme, puis disparaissent en grande partie au bout de 48 heures.

Ces corps ont parfois des formes très irrégulières: ils peuvent être anguleux ou filiformes, mais jamais ils n'offrent un aspect véritablement cristallin; ils ne sont donc pas des cristalloïdes de protéine. Ils correspondent aux corps décrits par Wager et Peniston comme des grains de chromatine ou chromidies échappés de la vacuole nucléaire et disséminés dans le cytoplasme. Nos observations montrent



que ce sont des produits de nutrition (grains de zymogène ou matière de réserve). Matruchot et Molliard ont observé, dans les cellules des Mucorinées, pendant la fermentation, dans le cytoplasme, la production de grains qui paraissent analogues. Ils les considèrent comme en relation avec la fermentation et leurs donnent le nom de gouttelettes asphyxiques.

Dans des recherches toutes récentes, Péneau (1 et 2) a observé de nombreux grains basophiles dans les formes levures et les cellules du mycélium de l'*Endomyces albicans*, ainsi que dans le mycélium et les conidies de *Sporotrichum Beurmanni*.

Dans l'*E. albicans*, ces grains sont peu nombreux au début et agglomérés en une masse mûriforme, à côté du noyau. Au cours du développement, ils augmentent de nombre et se répartissent dans tout le cytoplasme. Péneau admet qu'ils sont reliés les uns aux autres par de minces trabécules et qu'ils constituent un réseau continu parcourant tout le cytoplasme, ce qui nous paraît être une conception purement théorique.

Au contraire dans le *Sporotrichum Beurmanni*, ils apparaissent comme des grains séparés et disséminés dans le cytoplasme: rarement ils offrent des formes en haltères ou filamenteuses.

Quant à leur signification, Péneau ne se prononce pas d'une manière définitive; cependant il rapproche ces formations basophiles des formations ergastoplasmiques<sup>1)</sup>, chromidiales et mitochondriales, mais sans donner de preuve à l'appui de de cette hypothèse.

Nous ne servions pas éloignés de penser comme Péneau que ces formations, de même que les cœnopères de Dangeard et les élaïoplastes de Maire, qui paraissent être des corps de même nature, représentent des mitochondries déformées par les fixations ou tout au moins des plastes dérivés de la différenciation de mitochondries. Ils apparaissent surtout nombreux, en effet, pendant les phases sécrétoires des cellules au moment où les mitochondries doivent entrer en fonction. C'est là une question qu'il serait intéressant de résoudre.

D. Corpuscules métachromatiques: Les corpuscules métachromatiques sont les éléments figurés de beaucoup les plus abondants et les plus répandus dans les Champignons. Ils avaient été signalés depuis longtemps dans un certain nombre de Champignons sous des noms différents et considérés, soit comme des produits de réserve, soit comme des produits de dégénérescence, soit enfin comme des

---

<sup>1)</sup> L'ergastoplasme est aujourd'hui une formation énigmatique. La plupart des auteurs, entre autres Prenant, les frères Bouin, Bonnet etc. . . , admettent que les formations ergastoplasmiques correspondent simplement à des mitochondries altérées par les fixateurs. D'autres cependant considèrent l'ergastoplasme comme distinct des mitochondries, mais sa signification leurs paraissent absolument inconnues (Regaud et Mawas).

grains de chromatine. Mais leurs caractères microchimiques, leur évolution et leur rôle ne sont bien connus que depuis une dizaine d'années.

C'est nous (2, 3, 6, 14 et 16) qui avons eu l'occasion l'un des premiers d'attirer l'attention sur l'importance et la fréquence de ces corps dans les Champignons dans nos recherches sur la cytologie de levures (1901). Nous avons montrés qu'ils sont localisés dans la vacuole qui avait été prise par Wager pour un noyau d'organisation primitive dont

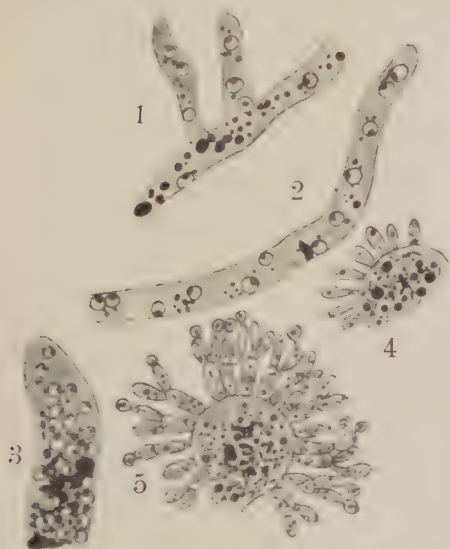


Fig. 15. Corpuscules métachromatiques dans le *Sterigmatocystis nigra*. 1 et 2 Filaments végétatifs. 3 Filament destiné à former une tête fructifère. 4 Jeune tête fructifère. 5 Tête fructifère adulte (d'après Guilliermond).

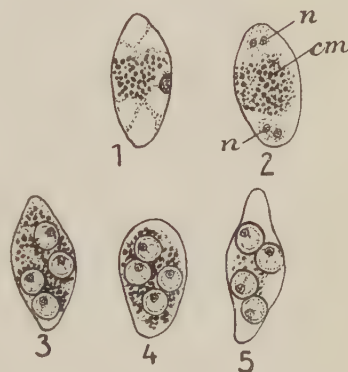


Fig. 16. Sporulation dans *Saccharomyces Ludwigii*. 1 Cellule destinée à former un asque, avec nombreux corpuscules métachromatiques. 2 Stade ultérieur, avec 4 noyaux ( $n$ ) disposés aux pôles, et nombreux corpuscules métachromatiques ( $cm$ ). 3 à 5 Absorption des corpuscules métachromatiques par les spores (d'après Guilliermond).

les corpuscules métachromatiques représentaient des grains de chromatine. Nous avons démontré que ces corps n'offrent pas les propriétés microchimiques de la chromatine et, par l'étude de leurs caractères vis à vis des colorants, nous avons pu les identifier à des corps qui avaient été décrits, il y a longtemps, par Babès dans les Bactéries, et par Bütschli dans les Cyanophycées et considérés par ces deux auteurs comme des grains de chromatine. Babès les avait désignés sous le nom de corpuscules métachromatiques, tandis que Bütschli leur réservait le nom de grains rouges, en raison de la teinte rouge qu'ils prennent avec la plupart des colorants. Nous leur avons conservé la première désignation qui indique clairement l'une de leurs propriétés fondamentales.

Nous avons observé également la présence de nombreux corpuscules métachromatiques dans diverses moisissures (*Oidium lactis*, *Dematium Ster. nigra* etc.) (fig. 15).

Les corpuscules métachromatiques sont presque toujours localisés dans les vacuoles dans l'intérieur desquelles ils apparaissent sur le frais sous forme de granules réfringents, isolés ou réunis en chaînettes, de dimensions extrêmement variables et animés de mouvements browniens. On en rencontre aussi parfois dans le cytoplasme sur le pourtour de vacuoles autour du noyau. C'est donc vraisemblablement dans le cytoplasme qu'ils sont élaborés pour se déverser ensuite dans les vacuoles aux dépens desquelles ils achèvent leur accroissement. Il est possible que le noyau joue un rôle dans leur élaboration.<sup>1)</sup>

Nous avons précisé les caractères de ces corps vis à vis des fixateurs et des colorants. Les corpuscules métachromatiques prennent à l'état vivant certains colorants (bleu de méthylène, rouge neutre etc. . . .) et présentent après fixation une vive affinité pour les colorants nucléaires. Ils fixent électivement la plupart des teintures basiques d'aniline bleues ou violettes (bleu de méthylène, bleu Unna, de toluidine, de crèsyl, violet de gentiane etc. . . .) et prennent avec elles une coloration métachromatique variant d'un rouge vineux au violet. Ils se colorent aussi en rouge vineux par l'hématoxyline. Les corpuscules métachromatiques sont d'ordinaire sphériques: le centre se colore plus faiblement que la périphérie qui est toujours très chromophile.

Nos observations ont donc établi d'une manière définitive que les corpuscules métachromatiques ne sont pas des grains de chromatine comme le pensaient Bütschli et Wager, mais des grains de sécrétion.

Les levures offrent un excellent objet d'étude pour suivre leur évolution et rechercher leur rôle. Aussi avons nous pu pour la première fois observer la manière dont ils se comportent dans le développement des levures.

Les corpuscules métachromatiques apparaissent dès le début de la fermentation en grande quantité (fig. 2). Lors du bourgeonnement une partie des corpuscules métachromatiques contenus dans la cellule-mère en voie de division passe dans le bourgeon avec la vacuole.

Ces corpuscules augmentent de nombre et de taille pendant la fermentation. Au contraire, ils diminuent peu à peu à la fin de ce phénomène et arrivent même souvent à disparaître complètement dans les cellules très âgées.

Au moment de la sporulation, les corpuscules métachromatiques sont excessivement nombreux dans les cellules destinées à sporuler.

<sup>1)</sup> Ce rôle du noyau est rendu vraisemblable par le fait que nous avons constaté que, dans les Cyanophycées, les corpuscules métachromatiques naissent toujours dans le corps central qui représente le noyau.



Ils persistent dans l'épiplasme au début de la formation des spores, puis ils subissent une sorte de phénomène de dissolution, et disparaissent complètement à la maturité des spores absorbés par ces derniers (fig. 16). Les corpuscules métachromatiques servent donc d'aliment aux spores, et se comportent comme des matières de réserves au même titre que le glycogène et les graisses qui subissent pendant la sporulation une évolution parallèle.

Nous (8 et 10) avons retrouvé plus tard avec l'étude de l'épiplasme des Ascomycètes des phénomènes analogues qui ont entièrement confirmé ces résultats. L'épiplasme de la plupart des Ascomycètes supérieurs renferment une grande quantité de corpuscules métachromatiques qui sont digérés par les spores au fur et à mesure de leur développement. De même dans des appareils de fructification divers (têtes fructifères de *Penicillium glaucum* et de *Sterigmatocystis nigra*) (fig. 15), nous avons constaté que les corpuscules métachromatiques sont extrêmement abondants et sont utilisés comme produits de réserve pour la formation des conidies.

Les recherches que nous avons faites sur l'évolution de ces corps dans les Cyanophycées et les Bactéries nous ont montré qu'ici encore, les corpuscules métachromatiques se comportent de la même manière.

Les corpuscules métachromatiques ont été retrouvés depuis dans les Champignons les plus divers: *Botrytis cinerea* (Beauverie et Guilliermond), *Delacroixia* (Gallaud) (2), *Mycorhizes* (Gallaud) (2), *Merilium lacrymans* (Beauverie) (2), espèce de *Dematium* isolée par Beauverie (4) des galeries du *Tomicus*, *Sporotrichum Beurmanni* (Pénau) (2).

Leur rôle de matière de réserve a été confirmé par Maire (3) avec l'étude de *Botriosporium pulchellum* et de l'épiplasme des Ascomycètes supérieurs, par Kohl dans les levures, par A. Meyer (2) dans un grand nombre de Champignons, par Woronichin dans divers moisissures (*Pen. glaucum*, *Ster. nigra*, *Botrytis cinerea*) et par Pénau (1) dans l'*End. albicans*. Nous verrons plus loin que Foëx a montré que dans les Erysiphacés, les corpuscules métachromatiques peuvent se transformer en autres produits de réserves connus sous le nom de fibrosinkörper.

La signification physiologique de ces corps est donc aujourd'hui définitivement établie. Les corpuscules métachromatiques semblent jouer un rôle très important dans la vie des Champignons, autant qu'on peut en juger par leur abondance dans presque toutes les cellules. Ils sont d'ailleurs très répandus dans tous les Protistes. On les a rencontrés dans la plupart des Algues et des Protozoaires. Ils ne semblent pas représentés dans les végétaux supérieurs: cependant les recherches de A. Meyer, de Beauverie et les nôtres ont montré l'existence dans les globoïdes de grains d'aleurone d'une substance azotée qui paraît très voisine de celle des corpuscules métachromatiques.

Si le rôle des corpuscules métachromatiques est maintenant très clair, il n'en est pas de même de leur nature chimique. A. Meyer (2) a été amené à émettre l'hypothèse que la substance des corpuscules métachromatiques qu'il nomme volutine, et que nous préférons désigner sous le nom de métachromatine est formée d'une combinaison d'acide nucléique et d'une base inconnue, probablement organique. Cette hypothèse s'appuie d'une part sur le fait que l'acide nucléique extrait de la levure présente un certain nombre de réactions caractéristiques des corpuscules métachromatiques et d'autre part sur le fait que ce sont surtout dans les cellules où l'on a trouvé une grande quantité d'acide nucléique (Levures et Bactéries) où l'on rencontre le plus de corpuscules métachromatiques. Cette hypothèse est vraisemblable et a été adoptée par un grand nombre d'auteurs, notamment par Reichnow et Kohl; elle aurait besoin cependant d'être appuyée sur des arguments plus solides.

Pénau (1) admet au contraire que la métachromatine est constituée surtout par des lipoides, mais il ne donne aucun fait précis en faveur de cette opinion qui nous paraît beaucoup moins vraisemblable.

E. Fibrosinkörper. — Zopf a observé dans les conidies et les conidiophores de certaines Erysiphacées, l'existence d'éléments figurés qui se trouvent situés toujours à l'intérieur de vacuoles et qu'il désigne sous le nom de fibrosinkörper. D'après cet auteur, ces corps présentent des réactions de la pilzcellulose (callose). Plusieurs auteurs, et en particulier Neger, ont signalé et décrit ces éléments chez un grand nombre des Erysiphacées. Tout récemment, Foëx (2) les a rencontrés chez toutes les espèces de ce groupe qu'il a étudiées à ce point de vue. Étant donné leur propriétés les fibrosinkörper ne seraient, d'après lui, des matières albuminoïdes, ni des substances cellulosiques. Ils apparaissent au voisinage des corpuscules métachromatiques. Dans la chaîne conidienne de *Sphaerotheca Humuli*, ils deviennent volumineux et souvent on peut nettement voir à leur surface un liseré coloré en rouge par le bleu Unna, plus ou moins irrégulier qui est dans le dernier vestige des corpuscules métachromatiques. D'après Foëx, la métachromatine précède les fibrosinkörper et joue sans doute un rôle actif dans leur formation.

Dans les cas des Erysiphacées, la métachromatine serait donc une matière de réserve transitoire qui ferait place à une autre substance de réserve, contenue dans les fibrosinkörper. Ces éléments sont, en effet, digérés au moment de la germination des conidies.

F. Cristalloïdes. — Les recherches de Van Tieghem, Léger, Dangeard (9) et Moreau (2 et 3), ont montré l'existence dans le cytoplasme et dans les vacuoles des Mucorinées de nombreux cristalloïdes de protéine, de grosseurs variables. Ces corps se rencontrent surtout dans les zygosporos et paraissent être des produits de réserve. Ils se colorent par l'hématéine et la triple coloration de

Flemming. Maire (2), de son côté, a observé des cristalloïdes de protéine dans le mycélium des Basidiomycètes.

Van Bambeke (1) a décrit également des cristalloïdes de protéine dans certains hyphes d'un Basidiomycètes (*Lepiota meleagris*) qu'ils désignent sous le nom d'hyphes à cristalloïdes, de même que dans des cellules spéciales (cellules scléreuses) du mycélium du même Champignon. Les hyphes à cristalloïdes sont remplis de ces cristalloïdes. Ces éléments présentent une forme pentagonale: ils ont 3 à 9  $\mu$  de diamètre et présentent les caractères des cristalloïdes de protéine décrits par Zimmermann dans les Phanérogames (fig. 17). Ils sont homogènes et très réfringents, se colorent en rouge par le réactif de Millon et se teignent électivement par le carmin, la safranine, la fuchsine, le vert de méthyle, l'éosine et le rouge Congo.

G. Glycogène. — Depuis sa mise en évidence dans la plupart des Champignons par Errera, le glycogène a été l'objet de plusieurs observations relatives à sa localisation dans la cellule.

Les recherches de Wager (3), les nôtres (6 et 20) et les travaux ultérieurs de Kohl et Henneberg ont montré que pendant la fermentation des levures, le glycogène est toujours localisé au début de sa formation dans de petites vacuoles. Celles-ci se fusionnent peu à peu au cours de la fermentation en une énorme vacuole occupant la majeure partie de la cellule qui se trouve ainsi transformée en une sorte de glande à glycogène. Cette vacuole disparaît ensuite vers la fin de la fermentation quand le glycogène mis en réserve a été consommé. De même pendant la sporulation des levures, nous avons montré que le glycogène est toujours localisé dans des vacuoles spéciales.

Dans les cellules du mycélium de divers Champignons (*Oidium lactis* etc.), nos observations ont montré que le glycogène peut-être réparti soit dans des vacuoles, soit dans le cytoplasme qu'il imprègne d'une manière diffuse ou dans lequel il est différencié sous forme de petites granulations.



Fig. 17. Cristalloïdes de protéine dans un hyphe de *Lepiota meleagris* (d'après van Bambeke).



Fig. 18. Cellule scléreuse de *Lepiota meleagris* avec grains de paraglycogène (d'après van Bambeke).



Le glycogène est un élément de réserve très abondamment représenté dans l'épiplasme des Ascomycètes comme l'a établi Errera: nous l'avons retrouvé dans l'épiplasme d'un grand nombre d'Ascomycètes. Il se forme dans les jeunes asques surtout aux dépens du cytoplasme médian très dense qui entoure le noyau. Il se rencontre aussi dans les basides et les basidiospores de Basidiomycètes, d'après Maire.

Van Bambeke (1) a observé dans les cellules scléreuses du mycélium de *Lepiota meleagris* des granulations intraprotoplasmiques colorables en violet foncé par l'hématoxyline-éosine et en rouge par la safranine, qu'il considère comme formées d'une substance voisine du glycogène. Ces granulations ont des dimensions variables, les unes très petites, les autres mesurant 5 à 6  $\mu$ . Ce sont souvent des sphérules réunies en chapelet. Leur structure est parfois concentrique. Celles de moyenne grandeur ont une zone externe colorée en rose par l'hématoxyline-éosine, une paroi externe violette et un point central violet foncé. Les plus volumineuses ont deux zones violettes séparées par une zone rose, la plus interne des trois zones entoure un point central plus clair qui lui-même offre parfois un point central violet (fig. 18).

Ces corps se teignent en brun violet par l'iode. Par leur aspect et leur structure, ils rappellent une réserve très répandue chez les Protozoaires d'après Cuénot, Bütschli et Maupas, le paraglycogène.

H. Gouttelettes graisseuses. — Les gouttelettes graisseuses sont très fréquentes dans les Champignons. Elles ont été décrites par un très grand nombre d'auteurs. Nous les avons nous-même observé dans les levures et dans quelques moisissures. Elles apparaissent tantôt comme des produits de réserve, tantôt comme des produits de dégénérescence cytoplasmique. Elles ont été aussi dans les levures l'objet d'importantes études de Wager (3), de Kohl et surtout de Will et de Henneberg. Elles sont surtout abondantes dans l'épiplasma et servent à la nutrition des spores. Van Bambeke (1) a signalé aussi l'existence de nombreuses gouttelettes graisseuses dans le mycélium de *Lepiota meleagris*.

Dans les basides et les basidiospores des Basidiomycètes, Maire (2) et van Bambeke (3) ont observé une abondante sécrétion de graisse. La même sécrétion a été constatée par nous, puis par Maire dans les asques et les ascospores de beaucoup d'Ascomycètes. Ces graisses constituent des produits de sécrétion utilisées à la nutrition des spores.

Récemment Wehmer a montré que les gouttelettes réfringentes des spores de *Merilius lacrymans* ne sont pas des substances graisseuses, mais des corps volatils.

I. Latex. — L'existence dans les Champignons d'une substance analogue au latex a été signalée pour la première fois par Johan-Olsen et von Istwanffi. Maire (2) l'a retrouvée dans *Lactarius deliciosus* et *Tricholomae nudum*. Maire (4) a observé également dans

*Galactinia succosa* des hyphes à contenu abondant, d'aspect vitreux, qui sont laticifères. Il retrouve aussi le même contenu dans la partie basale des asques. Ce contenu, d'abord spumeux, puis vitreux, ressemble à du latex. Le liquide des laticifères est d'aspect cirreux quand on coupe le Champignon, mais il devient trouble, puis laiteux à l'air. Il se coagule et jaunit par l'iode. Il ne noircit pas par l'acide osmique et ne paraît pas contenir de graisse. Il ne se colore par le violet de gentiane et la safranine. Le réactif de Millon lui donne une teinte rouge.

Maire considère cette substance comme un excrétum. En effet elle persiste dans l'épiplasme après la maturité des spores et n'est pas absorbée par ces derniers. D'autre part les hyphes laticifères persistent avec leur contenu dans les tissus du périthèce après cessation de toute activité et jusqu'à la mort.

J. Oxalate de chaux. — Van Bambeke(1) constate la présence de cristaux d'oxalates de chaux dans certains hyphes (hyphes vasculaires) d'*Ityphyalus impudicus* et Knoll dans les cystides de certains autres Basidiomycètes.

## D. La Membrane.

A. Constitution chimique et structure de la membrane. Les études déjà anciennes de Mangin(1 et 2) ont fait connaître la constitution chimique de la membrane des Champignons. Cette membrane est formée dans le mycélium des Péronosporées par l'association intime de cellulose et de callose; dans les appareils conidifères, elle ne contient que de la cellulose. Chez les Saprologniées, la membrane est aussi constituée par de la cellulose et de la callose. Au contraire les membranes des Ustilaginées et des Urédinées ne comprennent que de la callose, sauf autour des suçoirs: Les fructifications offrent les réactions colorantes des composés pectiques.

Chez les Autobasidiomycètes, la constitution de la membrane est très variable: Quelques espèces (Agaric champêtre, Bolet, Chantrelle) n'ont pas de callose, mais une matière analogue aux composés pectiques. Quant à la cellulose, si elle existe, elle ne peut-être décelée que par les colorants acides. Dans d'autres espèces (*Corticium*), on trouve de la callose et des composés pectiques. Chez les Polypores, Dédalles, Tramètes, il y a de la subérine, de la callose et une matière qui fixe les colorants basiques (rouge de ruthénium, bleu de naphthylène). La membrane des Ascomycètes a aussi une constitution variable. On y trouve dans quelques espèces (*Saccharomycétées*, *Rhytisma*, *Peziza*, *Erysiphe*, *Fumago*) de la callose, dans d'autres, (*Bulgaria*), une matière qui fixe les colorants basiques. Quant aux Lichens, leurs membranes renferment de la callose.

Les Mucorinées ont été l'objet ont été l'objet d'une étude plus récente et très importante de Mangin (3). L'éminent botaniste a montré que la membrane des Mucorinées ne renferme pas de callose, contrairement à celle des Péronosporées et des Saprologniées. La membrane du mycélium aérien est formé par de la cellulose associée aux composés pectiques et, comme chez les Phanérogames, la cellulose est en proportion plus abondante dans les couches internes que dans les couches externes. Cette cellulose est une variété plus résistante que celle des végétaux supérieurs; elle est insoluble dans le réactif de Schweizer, même après macération dans les acides, et la dissolution ne s'obtient qu'après l'action d'un mélange d'acide chlorhydrique et de chlorate de potasse. La membrane des filaments aériens se distingue de celle des filaments submergés par l'importance de la cutinisation et la cutine qu'elle renferme paraît être une variété de la cutine normale. Enfin chez un grand nombre d'espèces (Mucorées, Pilobolées, Mortierellées), la membrane externe des filaments sporifères est couverte d'incrustations minérales. Parfois ces incrustations constituent un revêtement continu; dans d'autres cas, il forme des sculptures variées, distribuées suivant une hélice à longs tours de spirales. Ce revêtement manque chez les Syncéphalées.

La membrane des sporanges est d'abord constituée de cellulose associée à des composés pectiques, puis elle se recouvre bientôt d'un revêtement interne assez épais de callose; enfin la membrane externe se minéralise, tandis que la cellulose disparaît. Les spores et les chlamydo-spores ont une membrane exclusivement formées de callose, sauf dans la région externe qui a les réactions des substances azotées. Par contre dans les spores exogènes, dans les stylospores et dans les zygosporées, Mangin a trouvé de la cellulose.

Il résulte de l'ensemble des études de Mangin que la cellulose manque offre souvent chez les Champignons et que, lorsqu'elle est présente, elle revêt des caractères différents de ceux qu'elle offre généralement.

Plus récemment, van Visselingh a montré que la chitine, déjà mise en évidence par Gilson chez les Champignons, se rencontre chez les Entomophthorées, les Mucorinées et les Champignons supérieurs. Elle est plus répandue dans les organes végétatifs que dans les organes reproducteurs; en outre elle ne se voit souvent que dans une partie déterminée de la membrane, et non pas dans la membrane toute entière.

Dans les levures, Meigen et Spreng admettent que la membrane est constitué par héli-cellulose. Casagrandi admet au contraire qu'elle est composé de pectose. Pour Mangin (1 et 2) elle est formée de callose. Tauret et van Visselingh ont trouvé de la chitine.



B. Communications protoplasmiques. Les communications protoplasmiques entre les cellules sont fréquentes dans les Champignons: il arrive souvent que les articles d'un filament communiquent les uns aux autres par une ponctuation. Ces communications observées pour la première fois par Chmielewsky (1886), puis étudiées par Wahrlich, ont été l'objet de recherches plus récentes de Dangeard dans le *Sphaerotheca Humuli* dans le *Bactridium flavum* et dans d'autres Champignons, de Massee, de Kienitz-Gerloff, de Woronine, de Molliard, A. Meyer, de Beauverie et nous. A. Meyer (1) surtout a consacré en 1902 une longue étude sur les communications protoplasmiques chez les Ascomycètes. Il résulte de toutes ces recherches que l'existence de communications protoplasmiques entre les cellules est générale dans les Champignons supérieurs (Ascomycètes et Basidiomycètes).

C. Rôle des amyloïdes. — Certains Ascomycètes tels que *Pustularia vesiculosa*, et les Aleuriées renferment, comme on le sait, dans certaines parties de leur membrane des amyloïdes qui se colorent en bleu par l'iodo-iodure de potassium; ces amyloïdes ont été longtemps considérés comme des matières de réserve. Nous (10) avons montré que dans *Pust. vesiculosa* et *Aleuria cerea*, la matière amyloïde est réduite à un anneau à la partie supérieure de l'asque et que c'est suivant cet anneau que la membrane s'ouvre en une sorte d'opercule pour mettre en liberté les spores. L'amyloïde persiste même après la sortie des spores. Il ne sert donc pas à la nutrition des spores et il semble représenter une dégénérescence de la membrane, dégénérescence qui détermine l'ouverture de l'opercule. Lagarde a confirmé ce résultat.

Dans certaines levures (*Schizosaccharomyces*) la membrane des ascospores se colore également en bleu par le réactif iodo-ioduré et renferme de l'amyloïde, mais ici nous (6) avons montré que l'amyloïde disparaît pendant la germination de la spore et constitue une matière de réserve utilisée à la nutrition des spores.

D. Formation de la membrane. — Flairchild a décrit dans la mitose des cellules végétatives et de la zygosporé du *Basidiobolus* la formation au milieu du fuseau achromatique d'une plaque cellulaire aux dépens de laquelle se constituerait la membrane transversale. Olive n'a pu confirmer l'existence de cette plaque cellulaire. Cet auteur constate qu'à la télophase le fuseau achromatique se coupe en deux à l'équateur et qu'un espace hyalin apparaît entre les deux demi-fuseaux ainsi formés. Cette zone hyaline correspond à la plaque cellulaire de Flairchild. Mais d'après Olive, cette zone disparaît au moment où la division cellulaire commence et en tous cas elle ne joue aucun rôle dans la formation de la membrane transversale. L'auteur a observé souvent aussi à l'équateur du fuseau une rangée de granules, résultant d'une sorte d'épaississement des

fibrilles qui n'ont pas de rapport non plus avec la formation de la membrane (fig. 6). Ce n'est qu'à la fin de la télophase, lorsque les noyaux-fils se reconstituent et que le fuseau et sa zone hyaline se résorbent que commence à apparaître la membrane, comme une paroi annulaire pareille à un diaphragme qui s'obstruerait peu à peu (fig. 6). De même dans les *Empusa aphidis* et *sciaræ*, Olive n'a pas constaté de plaque cellulaire: ici encore la membrane transversale s'effectue comme dans le *Basidiobolus*.

Par contre, Baum a signalé chez *Coprinus ephemeroides* et *lago-pus* la formation d'une plaque cellulaire dans les mitoses. A son tour, Maire (2) a vérifié le fait chez *Coprinus radiatus*. C'est le seul exemple de plaque cellulaire que l'on connaisse jusqu'ici chez les Champignons.

### III. Phénomènes cytologiques de la sécrétion et cellules sécrétrices.

A. Manifestations de l'activité sécrétoire. — L'étude cytologique des sécrétions a peu préoccupée jusqu'ici les auteurs qui se sont surtout orientés du côté de la sexualité. On ne connaît encore que d'une manière très imparfaite les phénomènes cytologiques intimes des sécrétions.

On doit cependant à Maire (2 et 4) une étude de la sécrétion dans les différentes cellules des Basidiomycètes et des Ascomycètes (cellules sécrétrices proprement dites et cellules reproductrices). Les sécrétions consistent en élaboration de glycogène, de corpuscules métachromatiques, de matières grasseuses et d'une substance ressemblant au latex. Maire a montré que ces sécrétions sont accompagnées à la fois par des phénomènes nucléaires et par des phénomènes cytoplasmiques. Les premiers consistent en une oxychromatisation totale ou partielle du noyau, qui devient acidophile. Le noyau semble donc avoir une part importante dans la sécrétion. Ce rôle est d'ailleurs démontré par une observation de Maire qui établit que le noyau secondaire de l'asque de *Morchella esculenta* élabore des graisses dans son nucléoplasme. Quant aux phénomènes cytoplasmiques, ils se traduisent par le fait que le cytoplasme devient plus ou moins basophile et renferme de nombreuses granulations basophiles (fig. 19). Ces phénomènes sont comparables à ceux qui ont été décrits dans les cellules sécrétrices des animaux (Garnier, Bouin etc.) à cela près que Maire n'a jamais constaté d'ergastoplasme.

En outre, il résulte des recherches de Maire que la sécrétion se poursuit dans les basides des Basidiomycètes pendant la mitose. Le

travail cinétique et le travail élaborateur peuvent donc coexister contrairement à ce qu'on observe ordinairement dans les cellules animales.

Ces résultats ont été vérifiés par les recherches de van Bamberke (3) dans les Basidiomycètes, et par nos recherches (10) sur l'épiplasma des Ascomycètes.

Matruchot et Molliard ont observé d'autre part la structure des Mucorinées pendant la fermentation alcoolique ont constaté que ce phénomène se traduit cytologiquement:



Fig. 19. 1 Jeune baside de *Godfrinia conica*, au début de la sécrétion: noyau acidophile, cytoplasme basophile avec grains basophiles.  
2 Baside de *Russula lepida*, Idem.  
3 Sécrétion dans une chlamydospore de *Nyctalis asterophora* (d'après Maire).



Fig. 20. *Mucor racemosus*. 1 Filament aérien. 2 Filament immergé pendant la fermentation, avec gouttelettes asphyxiques et noyaux gonflés (d'après Molliard et Matruchot).

1<sup>o</sup> par augmentation de volume du noyau, qui, de  $1,5 \mu$  qu'il offre normalement, peut acquérir  $3,4 \mu$  et parfois même jusqu'à  $4,5 \mu$ ;

2<sup>o</sup> par l'apparition dans le cytoplasme de nombreux grains colorables, opaques, à contours lobés, que ce auteurs considèrent comme déterminés par la fermentation et désignent sous le nom de gouttelettes asphyxiques (fig. 20).

De notre côté, nous (20 et 21) avons suivi l'évolution cytologique des levures (notamment du *S. cerevisiae*) pendant la fermentation et nous avons constaté des phénomènes comparables. Au début, les



cellules présentent un cytoplasme dense et homogène, un noyau situé sur un côté de la cellule, entouré de quelques grains basophiles, et une vacuole remplie de corpuscules métachromatiques qui occupe le centre.

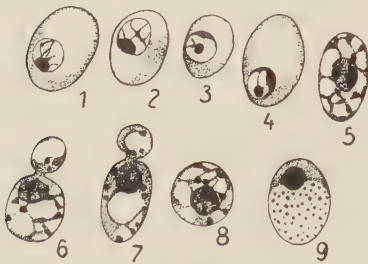


Fig. 21. *Saccharomyces cerevisiae*. 1 à 4 Cellules au début de la fermentation, avec noyau à structure différenciée et une vacuole. 5 à 8 Cellules pendant la période active de la fermentation (24 heures): cytoplasme alvéolaire avec grains basophiles. 9 Cellule après 48 heures: noyau homogène et grosse vacuole glycogénique renfermant de petits grains basophiles. Les corpuscules métachromatiques ne sont pas différenciés. (Fixation au picroformol et coloration à l'hématoxyline ferrique) (d'après Guilliermond).

Après 24 heures de fermentation, la cellule subit des modifications très importantes (fig. 21). Le cytoplasme se creuse d'un certain nombre de petites vacuoles remplies de glycogène et distinctes de la vacuole à corpuscules métachromatiques. Le noyau se place au centre, il semble se gonfler et offre parfois un contour un peu amiboïde. A ce moment les grains basophiles deviennent très nombreux et se répartissent dans toute la cellule. Ce sont ces corps que Wager et Peniston ont pris pour des grains de chromatine échappés de la vacuole nucléaire.

Après 48 heures de fermentation, les vacuoles glycogéniques se fusionnent en une énorme vacuole, qui occupe presque tout le volume

de la cellule, et refoule le noyau, le cytoplasme et la vacuole à corpuscules métachromatiques à l'un des pôles. La cellule est alors transformée en une sorte de sac à glycogène. Les grains basophiles diminuent de nombre et s'appliquent contre le paroi de la cellule. En même temps, on voit apparaître dans la vacuole glycogénique des grains basophiles qui se distinguent des précédents par leurs petites dimensions ainsi que par leur moindre chromaticité, et dont le rôle et la nature sont inconnus. A ce stade, le noyau subit une variation de chromaticité très nette: il se colore intensivement et prend un aspect homogène.

A la fin de la fermentation, les cellules reprennent la structure qu'elles offraient au début.

Toutes ces modifications que subit la structure de la cellule au cours de la fermentation: changement de structure du cytoplasme, apparition de grains de sécrétion, variation de chromaticité du noyau, sont des phénomènes très connus dans les cellules sécrétrices et qui résultent de l'élaboration des corpuscules métachromatiques, du glycogène et de la fonction ferment de la cellule. Ils sont comparables aux phénomènes décrits par Maire dans les Basidiomycètes et les Ascomycètes. La complexité que prend la structure de la cellule des

levures pendant ces phénomènes expliquent que son interprétation soit restée si longtemps obscure.

B. Cellules sécrétrices. — Nous n'avons parlé jusqu'ici que des phénomènes qui se manifestent dans la structure cellulaire pendant la sécrétion en général, c'est à dire, aussi bien dans les cellules sécrétrices proprement dites que dans les cellules reproductrices.

Il faut que nous résumions rapidement ici ce qui a été fait sur la cytologie spéciale des cellules sécrétrices proprement dites.

Les cellules sécrétrices ont été observées par Maire (2 et 5) dans les Basidiomycètes et les Ascomycètes. Dans les Basidiomycètes, ces cellules sont des hyphes vasculaires et en particulier des laticifères et enfin des cystides. L'auteur s'est surtout occupé des cystides.

D'après Maire les cystides sont des organes antérieurs aux basides. Ils sont en rapport avec les hyphes vasculaires et autres organes sécréteurs. Ils sont toujours binucléés, à l'exception de quelques cas où les noyaux fusionnent, mais alors le noyau qui en résulte entre en dégénérescence.

Dans l'hyménium, Maire a observé des cellules comparables aux cystides dont l'origine n'est pas profonde: ce sont des basides avortées et transformées en cellule sécrétrices.

Dans les Ascomycètes, Maire a étudié les hyphes laticifères qui renferment une sorte de latex dont nous avons déjà parlé.

Plus récemment, Brown (2) en observant le développement du périthèce de *Leotia lubrica* a montré l'existence de grosses cellules nutritives qui se développent dans les hyphes végétatifs destinés à donner naissance aux paraphyses. Ces cellules sont au début plurinucléées, mais leurs noyaux finissent par se fusionner en un seul noyau très gros.

Le rôle des cystides est encore resté très obscur. Buller qui a observé les cystides dans les Coprins pense que ce sont des organes destinés à empêcher l'application des lamelles l'une sur l'autre. Après avoir rempli ce rôle, les cystides subissent une autodigestion, leur contenu se résorbe et ceci se produit avant que les basides aient mis en liberté leurs spores, de sorte que les spores une fois libres ne peuvent pas rester suspendues aux cystides.

Knoll trouve une autre explication: pour lui, les cystides sont des organes destinés à sécréter de l'eau, des hydathodes comme il les appelle. Elles produiraient de l'eau et des cristaux d'oxalate de chaux.

On trouvera des renseignements sur les cellules sécrétrices dans les travaux de van Bambeke (1) sur le mycélium de *Lepiota meleagris* et les hyphes vasculaires d'*Hyphallus impudicus*. Nous ne les analyserons pas ici parce qu'ils renferment plus d'histologie que de cytologie.

Citons enfin pour terminer un travail récent de Guégen qui a décrit dans diverses Mucorinées pathogènes des organes spéciaux qu'il considère comme diverses organes d'élimination de certains produits de l'activité fonctionnelle de ces Champignons. Ce sont des rameaux dilatés, tantôt terminaux, tantôt émanés d'un point quelconque du mycélium. L'extrémité se renfle peu à peu en ampoules oblongues, émettant çà et là, surtout vers sa base d'insertion, des prolongements digités ou falciformes, simples ou rameux. Le tout est séparé du thalle par une cloison et prend généralement quelques septums régulièrement espacés. La paroi des loges ainsi formées s'épaissit fortement. Le cytoplasme de ces organes d'abord homogène, devient bientôt réticulé: il renferme de nombreux noyaux qui se multiplient et des produits de réserve (abondantes gouttelettes de graisses, corpuscules méta-chromatiques et une substance voisine du glycogène).

#### IV. Phénomènes cytologiques de la sexualité.

Nous passerons en revue les différentes formes de la sexualité des Champignons, en suivant comme nous l'avons fait ailleurs la classification adoptée récemment par Hartmann <sup>1)</sup> dans son mémoire sur l'autogamie des Protistes (2). Cette classification offre l'avantage d'être très commode. Enfin, nous examinerons à part, dans un paragraphe spécial, la question de la sexualité des Ascomycètes supérieurs qui n'est pas encore débrouillée.

---

<sup>1)</sup> Rappelons ici dans ce tableau la signification des termes adoptés par Hartmann.

I. Amphimixie. Fécondation entre gamètes de parenté très éloignée réalisant ainsi l'amphimixie de Weismann.

A. Copulation. Fusion complète et durable de deux cellules.

α) Hologamie. Copulation entre deux individus adultes qui ne sont pas différenciés en véritables gamètes.

β) Mérogamie. Copulation de gamètes spécifiques formés aux dépens de gamétanges.

B. Gamétangie. Fusion de deux cellules renfermant un grand nombre de noyaux et que l'on peut considérer comme des gamétanges dont les gamètes ne se sont pas individualisés en cellules.

II. Automixie. Fécondation s'effectuant entre des cellules très proches parentes et considérée par Hartmann comme une sexualité retrogradée.

A. Pédogamie. Fécondation produites entre gamètes frères ou très proches parents.



- B. Parthénogamie. Phénomène compensateur de la sexualité disparue, consistant en une fusion des noyaux du gamète femelle ou en la fusion de deux gamètes femelles.
  - C. Pseudogamie. Phénomène compensateur de la sexualité, consistant en la fusion de deux cellules qui ne sont pas différenciées en gamètes ou en une fusion nucléaire s'effectuant dans une cellule végétative. La cellule qui a été le siège de ce phénomène est le point de départ d'un nouvel individu.
- III. Apomixie. Phénomènes parthénogénétiques ou apogamiques sans aucune fusion nucléaire.
- A. Parthénogénèse. Développement apomixique d'un œuf.
  - B. Apogamie. Développement apomixique d'un individu à partir d'une cellule non différenciée en œuf.

### A. Copulation hologamique.

On ne connaît pas beaucoup d'exemples d'hologamie. Ce phénomène ne se rencontre que dans le *Basidiobolus*, dans les Saccharomycétacées et les Endomycétacées. Il présente, dans ces Champignons, la curieuse particularité de s'opérer le plus souvent entre des cellules de parenté très rapprochées. Ces hologamies sont donc souvent des phénomènes automixiques: elles se rapportent à la pédogamie de Hartmann. Seulement, comme nous l'avons montré à propos des levures et des Endomycétacées, il est impossible d'établir une limite tranchée entre l'automixie et l'amphimixie, car la fécondation peut être indifféremment automixique et amphimixique. Il semble que le degré de parenté n'ait aucune importance dans ces Champignons et que ce se soit toujours les cellules les plus rapprochées qui s'unissent. La fécondation paraît donc suivre la loi du moindre effort. Aussi l'expression de pédogamie ne peut avoir un sens précis dans les Champignons et nous n'en tiendrons pas compte ici.

Le caractère automixique des processus que nous allons décrire est en contradiction avec les idées ordinairement admises sur la signification de la sexualité. On sait qu'à la suite des idées de Weismann, on admet généralement que la fécondation ne peut s'effectuer qu'entre des cellules de parenté très éloignées apportant par conséquent à l'œuf des caractères héréditaires dissemblables, ce qui est en somme la raison d'être de la fécondation. Hartmann et un certain nombre d'auteurs pour concilier ces faits avec la théorie ont admis que l'automixie est un phénomène rétrogradation de la sexualité. Cette explication est vraie pour un grand nombre de formes d'automixie tels que la parthénogamie et la pseudogamie qui sont des phénomènes compensateurs d'une sexualité éteinte, mais ne paraît pas s'appliquer aux phénomènes que nous allons décrire ici qui offrent plutôt le caractère de phénomènes primitifs.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> A la suite de ses recherches sur la sexualité des Champignons, Dangeard a été amené à formuler une théorie de la sexualité qui permet d'expliquer ces faits. D'après, l'éminent botaniste, la reproduction sexuelle est une forme primitive de la

**A. Basidiobolus.** — C'est Eidam qui a observé pour la première fois la reproduction sexuelle de *Basidiobolus ranarum* (1886), étudiée ensuite par Chemielewsky, Raciborski et Flairchild. Voici comment elle s'effectue, d'après ces auteurs: Deux cellules intercalaires et contigües d'un même filament poussent deux petits prolongements en forme de becs qui s'affrontent. Ces deux cellules renferment chacune un seul noyau. Ce noyau se divise, une moitié vient dans le bec qui s'isole par une cloison, l'autre moitié reste dans la cellule-mère. Tandis que les noyaux des becs dégénèrent, une ouverture se fait dans la cloison qui séparait les deux cellules-mères et par là le noyau et le cytoplasme d'une des cellules passe dans la cellule voisine qui devient l'œuf (fig. 22). Les deux noyaux sexuels restent longtemps accolés sans se fusionner: Chemielewsky n'a pu observer leur fusion et Raciborski a constaté que cette fusion peut ne se produire que 12 jours après la copulation.

Il est à remarquer que les deux cellules qui s'unissent sont très voisines, puisque contigües. Toutefois, elles sont séparées par une génération, puisqu'elles subissent une division avant de copuler, mais on peut tout au moins les considérer comme cousines germaines. D'ailleurs Eidam a constaté que parfois l'œuf peut se faire aux dépens d'une conidie du Champignon: celle-ci se divise par une cloison et les deux cellules-filles qui en résultent copulent suivant la règle. En ce cas, les gamètes qui copulent sont indubitablement cousines germaines. Il s'agit donc d'un cas d'automixie (pédogamie). C'est le premier exemple qui ait été observé de ce phénomène.

Dans une étude plus récente, Voycicki a constaté cependant que le noyau des cellules copulantes de *Basidiobolus ranarum* subit non pas une, mais plusieurs divisions: une première division mitotique se produit et les deux noyaux qui en résultent se rendent dans la cellule du bec et y dégénèrent. Il reste un noyau dans chaque cellule-mère. Après le passage du noyau mâle dans la cellule femelle, les deux noyaux sexuels subissent encore une ou plusieurs divisions directes cette fois; les nouveaux noyaux se résorbent, sauf deux qui se fusionnent. En somme, ce serait là un fait comparable à l'émission des globules polaires de l'œuf. Les gamètes qui s'unissent seraient donc, d'après Voycicki, séparés par trois ou cinq générations. Toutefois ils n'en restent pas moins très proches parents.

Loewenthal a observé dans le *Basidiobolus lacertae* une copulation identique et s'est attaché à démontrer que dans ce Champignon les

---

nutrition, c'est de l'autophagie. Les gamètes sont des éléments affamés qui s'unissent par nécessité physiologique apportée par cet état. C'est là qu'il faut trouver, selon Dangeard (5), l'origine de la sexualité. Aussi comprend-on que l'automixie puisse exister chez les organismes inférieurs et représente un processus d'ordre primitif.

deux cellules copulantes sont toujours ou des cellules-sœurs issues de la plus récente bipartition ou parfois des cellules cousines résultant de l'avant-dernière bipartition, mais contigües et non encore séparées l'une de l'autre par contraction.

De son côté Fries (1) a décrit des phénomènes analogues dans le *Basidiobolus myxophilus*. Mais il constate, que, dans cette espèce, deux divisions se produisent dans les cellules copulantes; l'un des noyaux issus de la première division émigre dans un petit bec situé au voisinage de la cloison. La seconde division donne le noyau sexuel définitif et un second noyau qui émigre dans un nouveau bec qui se forme dans la région opposée à celui de la première division.

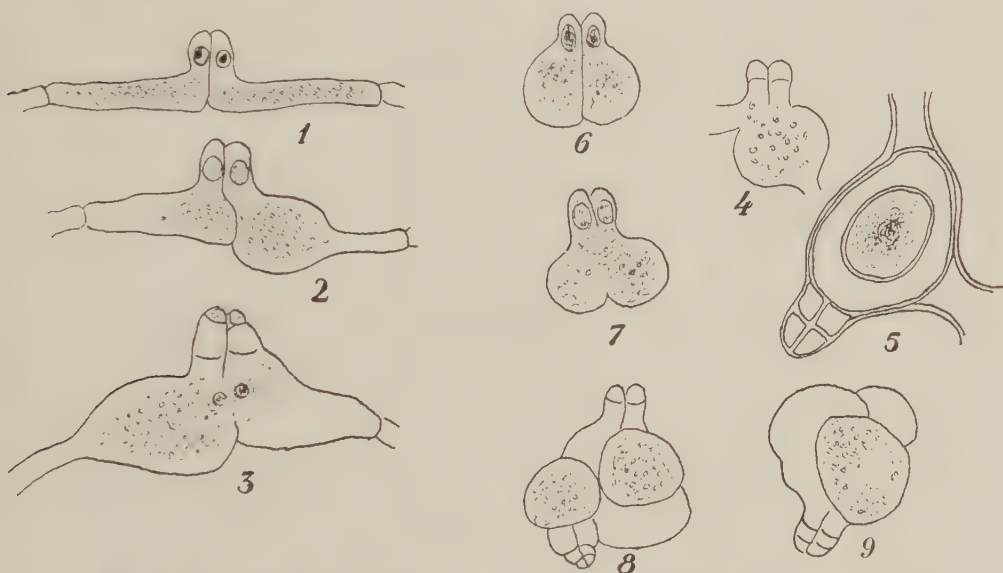


Fig. 22. Copulation dans *Basidiobolus lacertae*. 1 Accolement de deux cellules contigües du même filament. 2 Division du noyau des deux cellules. 3 et 4 Formation dans le bec émis par chacune des deux cellules d'une petite cellule dégénérée et fusion des deux cellules-mères. 5 Oospore-mûre. 6 à 9 Copulations effectuées aux dépens de deux cellules provenant de la division d'une conidie (d'après Eidam).

B. Saccharomycétacées. — L'hologamie se rencontre encore dans certains Ascomycètes inférieurs (Saccharomycétacées et Endomycétacées). Dans la famille des Saccharomycétacées, la copulation a été démontrée par nous (4, 6 et 13) il y a une dizaine d'années (1901).

Elle a d'abord été observée dans le genre *Schizosaccharomyces* où elle avait été entrevue par Schiönning (1896) et Hoffmeister (1899). Dans le *Sch. octosporus*, nous avons observé les phénomènes suivants: Deux cellules identiques et voisines se réunissent l'une à l'autre au moyen d'un canal de copulation formé par la soudure de deux petits



becs émis par chacune d'elles. La cloison mitoyenne qui sépare les deux gamètes au milieu du canal de copulation ne tarde pas à se résorber, puis le noyau de chacun des gamètes s'introduit dans le canal et c'est là que s'effectue la fusion nucléaire. Celle-ci opérée, les deux gamètes achèvent leur fusion et bientôt ne forment plus qu'une seule cellule ovale qui grossit et se transforme en un asque où naissent indifféremment 4 ou 8 spores (fig. 23). Toutefois, la fusion des gamètes n'est pas toujours complète et l'asque qui en résulte conserve parfois un léger sillon médian, vestige du canal de copulation. Il arrive même que dans certains cas les gamètes restent individualisés et que l'asque soit constitué par deux cellules réunies par un canal de copulation. En ce cas, les spores se forment au nombre

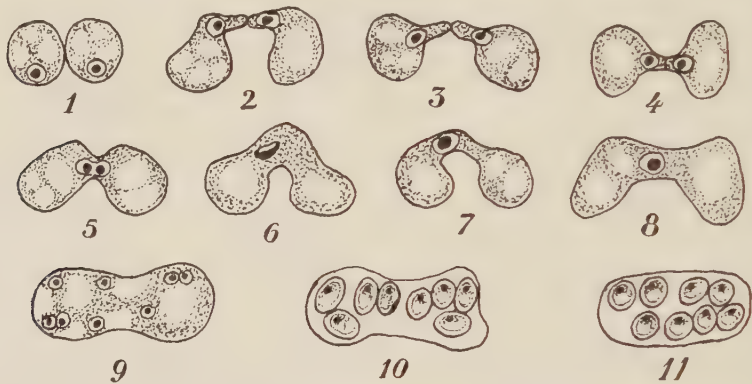


Fig. 23. Copulation isogamique dans *Schizosaccharomyces octosporus*. 1 Deux gamètes accolés. 2 à 4 Réunion des deux gamètes. 5 à 6 Fusion nucléaire. 7 et 8 Stades succédant à la fusion nucléaire. 9 Zygospore dans laquelle le noyau a formé par trois divisions successives 8 noyaux. 10 et 11 Asques mûrs (d'après Guilliermond).

de 4 ou de 2 dans chaque cellule. On observe donc dans cette levure tous les passages entre la fusion complète et la fusion incomplète.

Dans le *Sch. Pombe* et le *Sch. mellacei*, deux espèces très voisines, la copulation s'opère de la même manière avec cette seule différence que la fusion reste toujours incomplète. Les deux gamètes se réunissent par un canal de copulation dans lequel s'opère la fusion nucléaire et le mélange des cytoplasmes. Le noyau provenant de cette copulation ne tarde pas à se diviser et les deux noyaux-fils qui en résultent émigrent dans les deux renflements de la zygospore où ils subissent bientôt une autre division nécessaire à la formation des spores. La zygospore se transforme alors en un asque qui conserve la forme d'un haltère ou de deux cornues réunies par le même goulot. Les spores, toujours au nombre de 4, naissent par paire dans les deux renflements de l'asque.

Ici comme dans les Endomycétacées que nous étudierons plus loin, le sporophyte ne paraît pas être représenté ou tout au moins se trouve réduit à l'asque. Les processus de division de l'asque n'ont pas été observés, mais, d'après ce qu'on sait de l'asque des Ascomycètes supérieurs, la réduction chromatique doit s'opérer au cours des divisions nucléaires de l'asque.

Barker (1901) (1) a signalé à la même époque l'existence d'une copulation dans une levure bourgeonnante, découverte par lui et qui a reçu le nom de *Zyg. Barkeri*. Celle-ci s'opère comme dans les *Sch. Pombe* et *mellacei*, la fusion reste incomplète. Mais n'ayant pu différencier le noyau et observer la fusion nucléaire, l'auteur a d'abord hésité à considérer ce phénomène comme une véritable fécondation. Ce n'est qu'en 1902 (2) à la suite de nos premières recherches qu'il parvient à mettre en évidence le noyau et à suivre la fusion nucléaire. Celle-ci est constatée ensuite par nous (13).

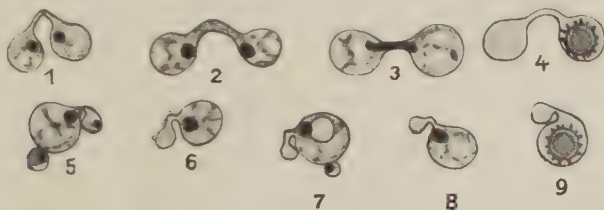


Fig. 24. Copulation dans *Debaryomyces globosus*. 1 à 4 Isogamie entre deux cellules adultes. 5 à 9 Hétérogamie entre une cellule-mère et un petit bourgeon (d'après Guilliermond).

Depuis cette époque de nombreux exemples de copulation ont été retrouvés chez les levures bourgeonnantes et on a reconnu que ce phénomène est très fréquent. Plusieurs autres *Zygosacharomyces* ont été découverts, mais ils n'ont été l'objet d'aucune étude cytologique.

Plus récemment, nous (17 et 25) avons montré l'existence de phénomènes hétérogamiques dans deux levures: *Debaryomyces globosus* et *Zygos. Chevalieri*. Dans la première, la copulation s'effectue de manières très diverses (fig. 24).

Dans un certain nombre de cas, environ 25 %, elle s'opère comme dans les *Zygosacharomyces*: deux cellules voisines se réunissent par un canal de copulation, les deux noyaux copulateurs se fusionnent dans le canal. Deux cas peuvent alors se produire: S'il se forme deux spores, le noyau de copulation se divise, et les deux noyaux-fils qui en résultent émigrent dans les deux renflements de l'asque qui produisent chacun une spore. Si, au contraire, il ne se forme qu'une seule spore, le noyau de copulation, sans se diviser, pénètre simplement dans l'un des renflements et c'est là qu'apparaît bientôt la spore.

Dans tous les autres cas, l'asque se forme soit par parthénogénèse, soit plus souvent par un phénomène spécial qui consiste en la fusion d'une cellule adulte avec un minuscule bourgeon qu'elle vient de former. Tout le contenu de ce dernier passe dans la cellule adulte où se produit un mélange cytoplasmique et une fusion nucléaire. Celle-ci se transforme alors en un asque à 1 ou 2 spores.

Nous avons (25) d'abord interprété ces copulations entre une cellule-mère et son bourgeon comme des formes anormales résultant de la rétrogradation de la sexualité. Par diminution de l'attraction sexuelle, la copulation ne pourrait plus s'opérer entre deux cellules adultes séparées: la fusion d'une cellule-mère avec son bourgeon aurait donc remplacé la copulation normale et aurait eu la valeur d'une parthénogamie.

Mais dans un mémoire plus récent (25), nous avons cru pouvoir admettre qu'il s'agissait plutôt de phénomènes hétérogamiques: *Deb. globosus* pourrait être considéré soit comme une forme primitivement isogamique passant à l'hétérogamie, soit comme une forme où l'hétérogamie est en voie de rétrogradation et tend à être remplacée par l'isogamie.

Ce qui rend vraisemblable cette opinion, c'est la découverte que nous avons faite dans la suite du *Zyg. Chevalieri*, levure nettement hétérogamique où tous les asques résultent de la copulation de deux cellules de dimensions sensiblement différentes (fig. 25). L'une très petite, qui représente le gamète mâle, est une cellule jeune qui vient de naître: l'autre beaucoup plus grosse, qui est le gamète femelle, est une cellule plus âgée ayant achevé son développement. Les deux cellules se réunissent au moyen d'un canal de copulation, puis tout le contenu du gamète mâle passe dans le gamète femelle où s'effectue la fusion nucléaire et le mélange protoplasmique. Cette fusion opérée, le gamète femelle transformé en œuf s'isole du gamète mâle par une cloison transversale et produit bientôt des spores dont le nombre varie de 1 à 4. Pendant ce temps, la membrane du gamète mâle se résorbe. Aussi est il rare d'observer un asque adulte qui conserve des traces du gamète mâle. Ici la copulation peut se produire comme dans *Debaryomyces* entre une cellule-mère et son bourgeon, mais le plus souvent elle s'effectue entre des cellules de provenances différentes.

Plus récemment, Nadson et Konokotine ont découverts une levure voisine du genre *Debaryomyces*, *Guilliermondia fulvescens*, qui offre une aussi copulation hétérogamique. La fusion se fait ici constamment entre une cellule adulte et un des petits bourgeons formes par cette dernière. Tout le contenu du petit bourgeon passe dans la cellule adulte, puis celle-ci forme par bourgeonnement une nouvelle cellule dans laquelle s'introduit son contenu, et qui se transforme en asque à une seule spore (fig. 26). Ici il y a donc un commencement



de sporophyte, qui permet d'établir un lien de parenté entre les Ascomycètes inférieurs et les Ascomycètes supérieurs. L'étude cytologique de cette levure n'a malheureusement pas été entreprise.

Il est intéressant de constater que dans la plupart des cas, la copulation des levures s'opère entre des cellules de parenté très rapprochée. C'est ce que nous nous sommes attachés à mettre en évidence dans les *Schizosaccharomyces* et les *Zygosaccharomyces*. Ce sont, d'après nos observations, les cellules les plus rapprochées qui s'unissent. Cependant, ce caractère automixique n'est pas général, car il y a de nombreux cas, où la copulation devient amphimixique. C'est ce qu'on observe notamment dans les cultures manifestant une tendance à perdre leur pouvoir sporogène: en ce cas, les cellules qui



Fig. 25. Copulation hétérogamique dans *Zygosaccharomyces Chevalieri*. 1 à 3 Gamètes émettant des becs en vue de la copulation. 4 à 8 Réunion des deux gamètes. 9 à 18 Passage du contenu du microgamète dans le macrogamète. 19 à 22 Formation de l'asque.

23 Mise en liberté des spores (d'après Guilliermond).

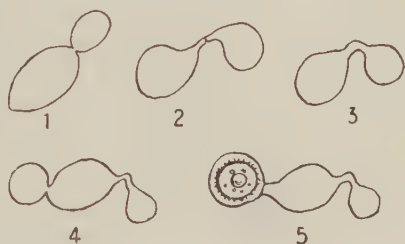


Fig. 26. Copulation hétérogamique dans *Guilliermondia fulvescens*. 1 Cellule adulte (macrogamète) et son bourgeon (microgamète). 2 à 5 Divers stades de la copulation et de la formation de l'asque (d'après Nadson et Konokotine).

ont conservé ce pouvoir se trouvent souvent entremêlées à des cellules asporogènes et ne peuvent s'unir qu'avec des cellules sporogènes plus ou moins éloignées et de parenté très distincte. Dans *Deb. globosus* et *Guilliermondia*, l'automixie est au contraire la règle, puisque la copulation s'opère entre une cellule-mère et l'un de ses bourgeons.<sup>1)</sup>

La copulation des levures s'opère donc entre les cellules les plus voisines même lorsqu'elles proviennent d'une même génération et semble suivre par là la loi du moindre effort. Il ne semble pas que, dans le cas des levures (exception faite peut être de *D. globosus* et

<sup>1)</sup> Nadson distingue deux cas d'automixie dans la sexualité des levures: 1° la copulation entre deux cellules sœurs ou proches parentes, représentée par le *Sch. octosporus* par exemple et qu'il désigne sous le nom d'adelphogamie, 2° la copulation entre une cellule-mère et son bourgeon, comme dans *Guilliermondia*. Il réserve le terme de pédogamie à ce dernier cas seulement.

*Guilliermondia*), l'automixie puisse être considérée comme un phénomène dégénératif. C'est plutôt selon nous (19) un phénomène primitif.

C. Endomycétacées. — On connaît depuis fort longtemps la copulation de l'*Eremascus albus* découvert par Eidam, malheureusement les phénomènes cytologiques de cette copulation n'ont pas été observés.

M<sup>lle</sup> Stoppel (1907) a découvert récemment une autre espèce d'*Eremascus*, l'*E. fertilis* et en a fait une étude cytologique détaillée. Cette étude a été vérifiée et complétée ensuite par nous (18) (1909).

Voici d'après les observations de M<sup>lle</sup> Stoppel et les nôtres comment s'opère cette copulation (fig. 27):

Les rameaux du mycélium destinés à produire les gamètes offrent généralement des cellules à un seul noyau. La copulation s'effectue soit entre deux cellules contigües d'un même filament, soit entre deux cellules appartenant à des filaments différents. Elle est donc indifféremment amphimixique ou automixique. Les deux cellules, s'unissent au moyen de petits diverticules qui se rejoignent et s'anastomosent, formant ainsi un canal de copulation dont la cloison mitoyenne ne tarde pas à se résorber. Une partie

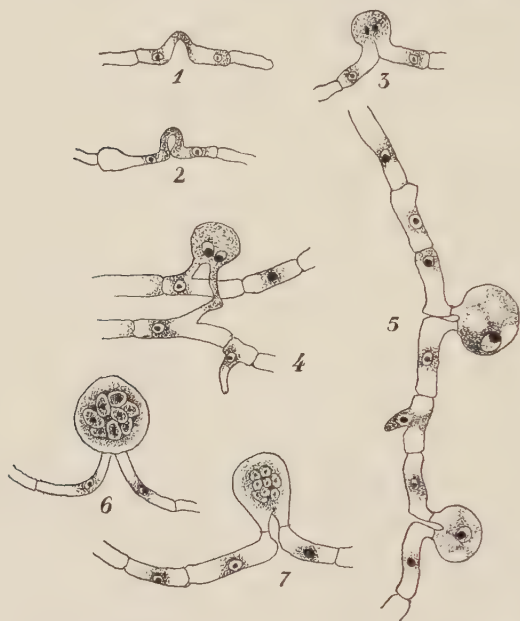


Fig. 27. Copulation dans *Eremascus fertilis*.  
1 et 2 Réunion de deux cellules contigües du même filament. 3 Formation de l'œuf. 4 Formation d'un œuf aux dépens de deux filaments différents. 5 Oeufs formés par des cellules contigües d'un même filament et dans lesquels les 2 noyaux se sont fusionnés; 6 et 7 Asques octosporés (d'après Guilliermond).

du cytoplasme des deux cellules s'introduit dans ce canal, puis se concentre au milieu de ce dernier qui forme un renflement sphérique qui deviendra la zygospore. A ce moment, chacune des deux cellules divise son noyau: l'un des noyaux-fils qui en résulte reste dans la cellule, l'autre s'introduit dans la zygospore. Là, les deux noyaux sexuels se fusionnent bientôt en un seul gros noyau, puis cette fusion opérée, la zygospore se sépare, par une cloison transverse, des deux branches qui lui ont donné naissance. A partir de ce stade la zygospore grossit et se transforme en un asque octosporé.

Nous (18) avons démontré l'existence d'une copulation hétérogamique dans une autre Endomycétacées, l'*E. Magnusii*.

Le Champignon offre un thalle dont les articles sont généralement multinucléés, mais dans les rameaux destinés à produire les organes sexuels, les noyaux deviennent de moins en moins nombreux dans les articles et ceux-ci montrent une tendance à passer à la structure uninucléées.

Les organes sexuels naissent aux dépens de certains rameaux du mycélium, dont les uns renflées et à contenu très dense constituent



Fig. 28. Copulation dans *Endomyces Magnusii* (d'après Guilliermond).

les oogones, et dont les autres plus minces et à contenu hyalin fournissent les anthéridies.

L'oogone est une cellule assez allongée formée de deux portions distinctes: une portion supérieure renflée, qui offre un cytoplasme très dense et un seul noyau et une partie inférieure occupée par de grosses vacuoles et qui renferme un à deux noyaux (fig. 28). La portion supérieure représente le gamète femelle, et la partie inférieure formera le pédicelle, mais ces deux cellules ne se délimiteront généralement qu'après la copulation. D'ordinaire, la partie supérieure de l'oogone se recourbe en crosse comme pour essayer de rejoindre une anthéridie



voisine. L'anthéridie apparaît comme une cellule ordinairement très allongée, un peu enroulée en hélice et formée d'un cytoplasme très pauvre et très vacuolaire avec deux ou trois noyaux. Lorsqu'un oogone et une anthéridie sont parvenus à se rencontrer, ils entrent aussitôt en communication. L'accolement des deux cellules s'effectue toujours de très bonne heure, et ordinairement avant la différenciation du gamète femelle et du gamète mâle. La pointe de l'anthéridie s'applique contre l'extrémité de l'oogone: elle forme autour de cette dernière une sorte de renflement en ventouse dans lequel se concentre le cytoplasme et pénètre l'un des noyaux; puis le renflement se sépare du reste de l'anthéridie par une cloison transversale délimitant ainsi une cellule courte à contenu dense qui représente le gamète mâle.

Dans la suite, la cloison qui sépare l'anthéridie de l'oogone ne tarde pas à se résorber, les deux masses protoplasmiques n'en forment plus qu'une et les deux noyaux, le noyau mâle et le noyau femelle, se rapprochent l'un de l'autre. Ce n'est généralement que lorsque le gamète mâle et l'oogone ont accomplis leur fusion que le gamète femelle se sépare du pédicelle par une cloison transversale. L'œuf, ainsi formé et délimité, contient encore les deux noyaux sexuels, mais ceux-ci ne tardent pas à se confondre en un seul.

La fusion nucléaire opérée, l'œuf subit une augmentation de volume considérable et se transforme en un asque tétrasporé.

### B. Copulation mérogamique.

Monoblépharidées. — La mérogamie si fréquente chez les Algues et les Protozoaires est au contraire fort rare chez les Champignons. On ne la rencontre que dans quelques cas, notamment dans les Monoblépharidées, où elle a été observé pour la première fois par Maxime Cornu, puis par de Lagerheim. C'est à ce dernier qu'on doit la connaissance des phénomènes cytologiques de cette fécondation: l'oogone et les anthéridies sont, d'après cet auteur, uninucléés dès le début. Les processus intimes de la fécondation restent encore peu connus et demanderaient de nouvelles recherches.

### C. Gamétangie.

Dans la gamétangie<sup>1)</sup>, il y a à distinguer deux cas, l'un qui paraît primitif où la copulation des gamétanges aboutit à un œuf composé,

<sup>1)</sup> La gamétangie, selon Dangeard (9), dériverait de la mérogamie. Ancestralement, les gamétanges fourniraient des gamètes qui une fois expulsés au dehors se fusionnaient deux à deux pour former autant d'œufs. Ce mode fréquent chez les

par la fusion par paires des noyaux de chaque gamétange. L'autre qui semble dériver du premier où seul un énergide reste fonctionnel dans chaque gamétange. La copulation n'a lieu qu'entre une seule paire d'énergides et fournit un œuf simple, tous les autres énergides dégénèrent et sont utilisés à la nutrition de l'œuf. Le dernier cas est réalisé lorsque les gamétanges offrent une différenciation sexuelle. Le gamétange mâle renfermant généralement beaucoup plus de noyaux que le gamétange femelle, la fusion ne peut plus s'effectuer entre chaque énergide. Aussi Dangeard (9) considère-il ce dernier cas comme résultant de l'hétérogamie.

On rencontre d'ailleurs tous les intermédiaires entre les deux modes de gamétangie, de même qu'entre la mérogamie et la gamétangie.

Mucorinées. — Le type le plus caractéristique de gamétangie avec fusion par paire de tous les énergides semble réalisé chez les Mucorinées.

La reproduction sexuelle des Mucorinées est depuis longtemps classique. Elle fut observée pour la première fois par Ehrenberg en 1820. Cependant les phénomènes intimes de cette reproduction sont restés absolument inconnus jusqu'à nos jours, par suite de la difficulté que présente leur étude. Il a fallu attendre les perfectionnements de la technique cytologique pour l'aborder et aujourd'hui encore elle reste controversée.

Les premières observations sur ce sujet sont dues à Léger (1895) Cet auteur n'a pu obtenir des résultats précis et ses observations mises en doute par Dangeard et de Istwanffi ont été reprises plus tard par Grüber (1). Ce dernier a observé, dans les premiers stades de la copulation de *Sporodinia grandis*, l'existence d'un grand nombre de noyaux dans chaque gamétange. Lorsque la zygosporé est formée, ceux-ci se trouvent dispersés dans le cytoplasme. Au bout de 8 à 14 jours, ils se localisent surtout à la périphérie. Les noyaux sont

Algues ne se serait conservé que chez les Monoblépharidées. Dans les Algues, grâce à la nutrition holophytique, les gamètes une fois expulsés du gamétange peuvent vivre assez longtemps en attendant la copulation, l'œuf de son côté peut se suffire et augmenter ses réserves, toujours grâce à la présence de la chlorophylle. Au contraire, les gamètes des Champignons n'ayant pas cette ressource, la mérogamie ne s'est conservée que dans les Monoblépharidées. Mais ici le gamétange femelle ne fournit qu'une oosphère: celle-ci renferme donc condensée en un élément unique la valeur de plusieurs gamètes, aussi l'oosphère est-elle riche en substance de réserve, ce qui permet à l'œuf de suffire aux débuts de la germination. Mais ce mode de reproduction est désavantageux, il a le grave inconvénient d'entretenir une inégalité très grande entre le nombre des gamètes mâles et des gamètes femelles d'où une perte considérable de substance. Aussi a-t-il disparu dans tous les autres Champignons: ceux-ci ont tourné la difficulté en réalisant l'union des gamétanges eux-mêmes qui se mettent en communication. Comme un certain nombre des énergides ne subissent pas la copulation et servent à nourrir les autres, il en résulte un grand avantage.

tous également petits et conservent leur situation dans le cytoplasme pendant 5 à 6 semaines. Grüber n'a pas pu observer leur fusion.

Dangeard (9) a précisé la question par l'étude de la même espèce et de *Mucor fragilis* (fig. 29). Dans les *Mucor fragilis*, le cytoplasme s'accumule dans les gamétanges qui chacun renferment un certain nombre de noyaux (de 20 à 40). Bientôt les gamétanges s'isolent de leur suspenseur par une cloison basilaire, puis la membrane de séparation des deux gamétanges se résorbe et il se forme une zygospore. Celle-ci ne tarde pas à sécréter sous sa membrane primitive une seconde membrane qui présente des plaques irrégulières et brunes, ébauches des épines qui la recouvriront plus tard. Elle se renfle en tonnelet: son contenu est dense et les noyaux varient entre 40 et 100 environ. Peu à peu, la zygospore prend une forme sphérique, son cytoplasme devient alvéolaire et ses noyaux subissent une division qui double leur nombre. C'est à ce moment que s'effectuent les fusions nucléaires qui se manifestent par la présence de trois sortes de noyaux: les uns petits et accolés l'un à l'autre qui se préparent à se fusionner, les autres plus gros, allongés et pourvus de deux nucléoles qui représentent des noyaux en voie de fusion; les troisièmes enfin sont sphériques, très gros: ils résultent de la copulation de deux noyaux. La fusion nucléaire une fois achevée, la zygospore épaissit sa membrane et se recouvre de protubérances, puis passe à l'état de vie relentie. Dans les zygospores âgées, Dangeard retrouve toujours, à côté des gros noyaux provenant de cette copulation, de petits noyaux qui ne sont pas conjugués et qui sont en voie de dégénérescence.

Dans *Sporodinia grandis*, chaque gamétange une fois délimité par une cloison, renferme un nombre considérable de noyaux, qui dépassent généralement un millier, et un cytoplasme dense et finement réticulé. La zygospore augmente de volume, son cytoplasme devient alvéolaire et les noyaux sont au nombre de 4 à 5000. En raison de ce nombre considérable de noyaux que renferme la zygospore, Dangeard pense qu'il s'y est produit une mitose comme dans le *Mucor fragilis*, mais celle-ci n'a pas été observée. Bientôt la couche interne de la membrane se double en dedans par une membrane épaisse, incolore, à stries concentriques. Toute la zygospore prend alors une structure vacuolaire et l'on observe des copulations nucléaires; celles-ci ne se produisent pas simultanément. Dans la zygospore à maturité, la structure vacuolaire fait place à une structure alvéolaire.

Lendner arrive avec *Sporodinia grandis* à des résultats tout à fait différents de ceux observés par Dangeard. Dans les jeunes stades, il constate que les deux gamétanges offrent de nombreux et petits noyaux. Peu à peu, l'un des gamétanges pénètre plus ou moins



dans l'autre qui reste inactif, ce qui indiquerait une différence de sexe. Peu de temps après, les gamétanges se séparent de leur suspenseur par une cloison et la résorption de la membrane mitoyenne commence. La zygospore qui en résulte renferme de très nombreux et petits noyaux.

A ce moment, il n'est pas rare de rencontrer deux noyaux disposés symétriquement des deux cotés de la membrane qui vient de se

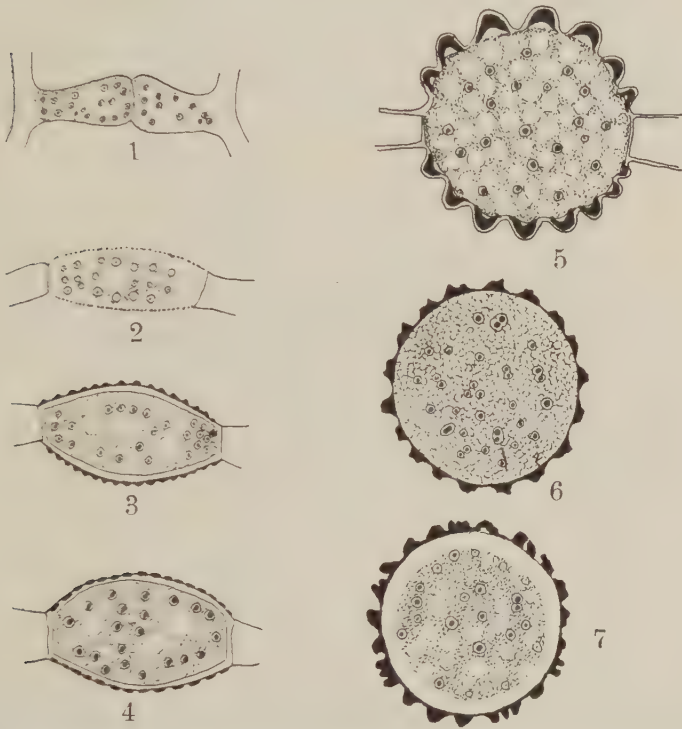


Fig. 29. Gamétangie dans *Mucor fragilis*. 1 à 5 Divers stades de la fécondation. 6 Fusions des noyaux de la zygospore. 7 Stade où les fusions nucléaires sont achevées (d'après Dangeard).

résorber (fig. 30). A l'intérieur de ceux-ci, il est facile de distinguer deux masses plus colorées correspondant sans doute à deux chromosomes. Les noyaux sont assez gros et mesurent 4 à 6  $\mu$ . Plus tard, les petits noyaux se divisent: ils sont généralement accolés par paires et les deux noyaux de chaque paire se divisent simultanément. Lendner pense que c'est cette disposition des noyaux que Dangeard a considéré comme représentant une fusion nucléaire. Le rôle probable de ces noyaux est de présider à la formation de la membrane de la

zygospore; ils s'accumulent en effet à la périphérie de la zygospore et ne paraissent subir aucune dégénérescence.

Pendant la formation des épaissements de la membrane, les deux gros noyaux, qui sont les noyaux reproducteurs, se rapprochent l'un de l'autre et restent accolés l'un à l'autre pendant quelques temps, puis ils se fusionnent en un seul noyau.

Les deux noyaux reproducteurs auraient, d'après Lendner, 2 chromosomes. Le noyau copulé en renfermeraient donc 4. L'auteur ne se prononce pas sur le stade où s'effectue la réduction chromatique.

Moreau, un élève de Dangeard, s'est consacré dans ces dernières années à l'étude des phénomènes cytologiques de la reproduction sexuelle des Mucorinées et a résumé ses résultats dans une série de notes préliminaires.

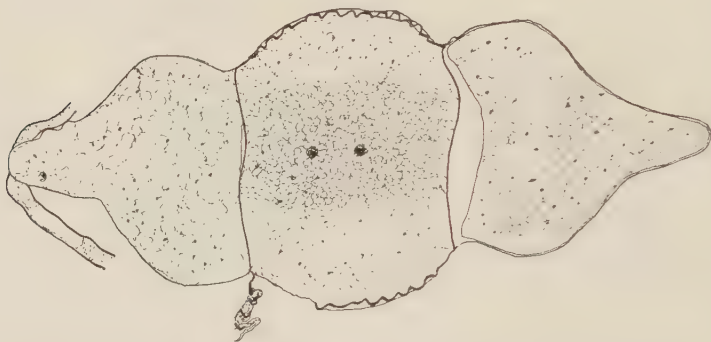


Fig. 30. Gamétangie dans *Sporodinia grandis*: la zygospore renferme deux noyaux copulateurs (d'après Lendner).

Cet auteur a observé (2) d'abord deux espèces à fécondation isogame. *Sporodinia grandis* et un *Mucor* indéterminé qui lui ont permis de vérifier entièrement les résultats de Dangeard. Dans le *Mucor species* par exemple, les gamétanges au moment où ils viennent de se fusionner renferment un nombre variable de noyaux et un cytoplasme à larges mailles. Peu de temps après, les noyaux offrent des figures de mitose et le cytoplasme devient alvéolaire, ensuite réticulé-alvéolaire, puis la membrane de la zygospore s'épaissit et s'entoure d'une exospore épineuse. C'est alors que se produit la fusion nucléaire. Les noyaux se disposent par paires, puis se fusionnent tous en même temps. Les noyaux provenant de cette fusion offrent d'abord deux nucléoles, puis ceux-ci ne tardent pas à se fusionner à leur tour. On trouve toujours dans les zygospores quelques noyaux plus petits qui ne se sont pas fusionnés et qui finissent par dégénérer (fig. 31, 1).

Moreau (2, 3 et 5) a étudié en outre plusieurs espèces physiologiquement homothallées et à fécondation morphologiquement hétérogame.<sup>1)</sup> (Un *Zygorhynchus* indéterminé, *Zygorhynchus Mölleri*, *Zyg. Vuilleminii*, *Zyg. Dangeardi*, *Absidia Orchidis* et *Mucor hiemalis*.)

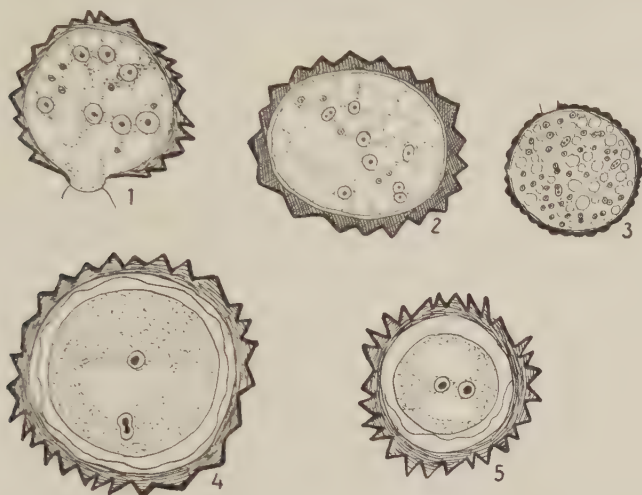


Fig. 31. 1 Gamétangie dans *Mucor* species: Zygospore âgée avec de gros noyaux copulés et de petits noyaux en voie de dégénérescence. 2, Id dans *Mucor hiemalis*: gros noyaux copulés dont quelques-uns ont encore deux nucléoles, et petits noyaux en voie de dégénérescence. 3, Id. dans *Zygorhynchus* species: Zygospore âgée avec noyaux en voie de copulation. 4 et 5, Id. dans *Zygorhynchus Dangeardi*: 4 Zygospore avec un noyau copulé et deux noyaux en voie de copulation. 5 Zygospore âgée avec ses deux noyaux copulés (d'après Moreau).

<sup>1)</sup> La place nous manque pour parler des beaux des travaux de Blakeslee sur l'omo- et l'hétérothallie, qui touchent plus à la physiologie qu'à la cytologie. On sait que ces travaux ont démontré que l'isogamie dans beaucoup de Mucorinées n'est qu'apparente et qu'en réalité les deux gamétanges qui s'unissent pour former l'œuf dérivent de thalles doués de propriétés physiologiques distinctes, n'appartenant par conséquent pas au même sexe. Rappelons que l'hétérogamie morphologique des gamétanges ne se rencontre que dans les espèces homothallées: le thalle est bisexué et les qualités sexuelles ne se séparent qu'à la formation des gamétanges. Les recherches de Vuillemin (3) et de Namyslowsky tendent à prouver que l'homothallie dérive de l'hétérothallie. Dans l'hétérothallie, on constate en effet que les thalles de sexe différent montrent une tendance à perdre leur sexe et devenir agames. En outre, il semble qu'ils puissent compenser cette perte de leur sexe par régénération des deux sexes dans le même thalle. L'homothallie dériverait donc de l'hétérothallie par régénération du sexe perdu. En outre, l'un des sexes régénérés dans le même thalle peut à son tour disparaître progressivement. C'est ce qui expliquerait l'hétérogamie morphologique des espèces homothallées, qui se manifeste par une inégalité des gamétanges. Cette hétérogamie ne serait pas une indice de différenciation sexuelle, mais marquerait la déchéance croissante d'un sexe aux dépens de l'autre. L'hétérogamie serait donc une dégradation de l'isogamie aboutissant à l'apomixie.



Dans cinq de ces espèces, la fécondation présente les mêmes caractères que dans les espèces précédentes. La zygospore renferme au début de nombreux noyaux; presque tous sont fonctionnels et se fusionnent; quelques uns seulement dégénèrent (fig. 31, 2 et 3).

Au contraire dans *Zygorhynchus Dangeardi*, les phénomènes sont un peu différents. Lorsque l'exospore est formée, le cytoplasme se remplit de graisse et s'enveloppe d'une endospore épaisse. A ce stade tous les noyaux, à l'exception de 4, entrent en dégénérescence, puis disparaissent complètement. Les 4 noyaux privilégiés grossissent, puis se fusionnent deux à deux de telle sorte que la zygospore ne renferme plus finalement que deux noyaux (fig. 31, 4 et 5).

D'après Moreau la réduction chromatique doit avoir lieu pendant la germination de la zygospore. La phase diploïde serait donc réduite à la zygospore, tandis que le thalle représenterait la phase haploïde.

Dans un mémoire plus récent, Grüber (2) a repris l'étude du *Zyg. Mölleri* et a obtenu des résultats tout à fait différents de ceux de Moreau. D'après cet auteur la zygospore ne proviendrait point de la fusion des deux gamétanges, mais serait produite par un seul d'entre eux, le plus petit. Celui-ci représenterait l'organe femelle.

Dans le gamétange mâle, le plus gros, il se produirait, à un moment donné, une séparation d'une petite partie du cytoplasme avec un certain nombre de noyaux, environ 30 à 40. Cette partie du gamétange représenterait l'élément mâle proprement dit: Par une ponctuation de la cloison qui sépare les deux gamétanges, cette petite masse de cytoplasme avec ses noyaux pénétrerait dans le gamétange femelle le plus petit. Là les noyaux mâles se fusionneraient ensuite avec une partie des noyaux femelles, les autres étant destinés à dégénérer. L'auteur pense, sans avoir pu le démontrer, que les gamétanges seraient le siège avant la fécondation d'une division nucléaire au cours de laquelle s'effectuerait la réduction chromatique. La fécondation opérée, la zygospore, formée aux dépens du gamétange femelle, augmente considérablement de volume et s'entoure d'une membrane verruqueuse et cutinisée. Grüber rapproche ce mode de fécondation de celui des Péronosporées.

Mais Moreau (4) s'est élevé avec vigueur contre ces résultats qu'il attribue à une erreur d'interprétation.

Une autre question de moindre importance reste controversée dans cette fécondation, c'est celle de l'origine de la membrane de la zygospore.

Deux théories sont en présence: l'une admet que la zygospore est une cellule nue dont les enveloppes protectrices constituent une membrane unique provenant de l'épaississement de la membrane des gamétanges. La seconde considère la zygospore comme une cellule

endogène se formant comme un œuf dans l'intérieur d'un oogone. Les membranes seraient alors emboîtées, l'intérieure appartiendrait seule à la zygospore, tandis que l'externe proviendrait des gamétanges conjugués.

On doit à Vuillemin (2) une étude importante sur cette question. Cet auteur distingue dans la membrane des zygospores environ cinq assises (fig. 33):

1° La matrice de la membrane qui est l'assise la plus interne. Elle est mince, d'aspect granuleux et joue à la fois le rôle d'assise génératrice de la membrane et d'intermédiaire entre le protoplasma actif et le reste de la membrane.

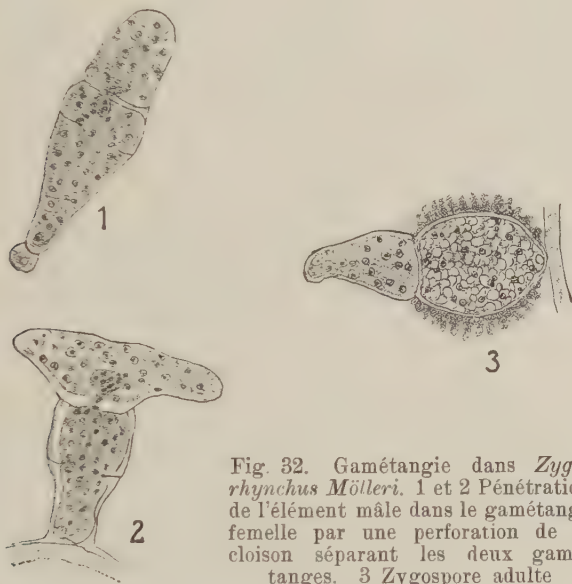


Fig. 32. Gamétangie dans *Zygorhynchus Mölleri*. 1 et 2 Pénétration de l'élément mâle dans le gamétange femelle par une perforation de la cloison séparant les deux gamétanges. 3 Zygospore adulte (d'après Grüber).

2° L'assise cartilagineuse, ainsi nommée parcequ'elle rappelle un cartilage. Elle est épaisse, réfringente et élastique.

3° La cuticelle médiane, mince pellicule, revêtant l'assise cartilagineuse.

4° L'assise charbonneuse, qui est assez épaisse et qui se reconnaît à son défaut d'élasticité, sa fragilité et sa coloration sombre, souvent noirâtre.

5° La cuticelle externe, assise superficielle, mince, appliquée à la précédente. Elle est tantôt élastique et pâle, tantôt cassante, noire et inextensible. On la trouve parfois réduite en lambeaux.

D'après Vuillemin (2), la membrane n'est pas liée à la fécondation. En effet, les épaisissements se forment aussi bien sur les azygospores que sur les zygozspores et dans ces dernières, ils se différencient déjà avant la fusion complète des gamètes. Aussi Vuillemin admet-il que la membrane de la zygozspore résulte simplement de la modification et de l'épauissement des membranes primitives de deux gamètes.

Tel n'est pas l'avis de Dangeard (9) qui admet, comme on l'a vu, que c'est en dedans de la membrane primitive que se différencient les autres enveloppes de la zygozspore. Lendner partage cet avis et pense que les petits noyaux, qui n'ont pas de rôle dans la copulation et vont se placer à la périphérie, présideraient à la formation des membranes. Il explique par là que la membrane puisse se différencier avant la fusion des gamètes, comme l'a constaté Vuillemin. Pour lui, comme pour Dangeard, de ces enveloppes naissent les protubérances sous formes de petits anneaux, d'abord distincts, accolés à l'intérieur de la membrane primitive. Puis, ces anneaux prennent la forme de cônes creux et se réunissent à leur base au moyen d'une membrane continue



Fig. 33. Membrane de la zygozspore montrant l'assise charbonneuse (a.c.) et la cuticelle externe (c) (d'après Vuillemin).

de même nature que les protubérances annulaires. Dans les stades suivants, la cuticelle externe se déchire sous la pression exercée par les protubérances qui grandissent. Aussi Lendner admet-il dans la zygozspore mûre la présence de deux membranes épaisses se détachant facilement l'une de l'autre, l'épispore, épaisse et cutinisée (correspondant à l'assise charbonneuse et à la cuticelle externe de Vuillemin), et l'endospore, épaisse, légèrement ondulée et de nature cellulosique (correspondant à l'assise cartilagineuse, à la cuticelle médiane et à la matrice de Vuillemin). La cuticelle externe correspondrait à la membrane primitive des deux gamètes. Celle-ci est devenue rigide et incapable de s'accroître, aussi est-elle de bonne heure séparée du protoplasma et se fendille-t-elle sous la pression des couches internes. La zygozspore serait ainsi comparable à celle des Péronosporées.

Ajoutons que Vuillemin a observé au milieu de la membrane du tympan qui délimite les gamétanges une sorte de perforation grâce à laquelle les gamétanges et la zygozspore peuvent communiquer avec les suspenseurs.



Lendner a constaté de son côté que cette membrane peut dans certains cas se fermer tardivement. D'après lui, la membrane du tympan se fermerait d'une manière successive, de la périphérie au centre, ce qui permettrait donc les échanges nutritifs entre le suspenseur et le zygospore.

B. Péronosporées. Le sexualité des Péronosporées est aujourd'hui une des questions les mieux connues de la cytologie des Champignons. Les premières études sur ce sujet sont dues à Fisch, Chmielewsky, Wager, Dangeard, de Istwanffi.

C'est Wager (1 et 4) qui avec l'étude de *Cystopus candidus* et de *Peronospora parasitica* a apporté les premiers résultats précis. D'après cet auteur, l'anthéridie et l'oogone renferment chacun de nombreux noyaux: ceux-ci ne tardent pas à subir une mitose au cours de laquelle s'effectue probablement la réduction chromatique. Dans la suite, l'un des noyaux de l'oogone se sépare des autres et devient le noyau de l'oosphère. L'anthéridie envoie dans l'oogone un seul de ses noyaux qui se fusionne avec le noyau de l'oosphère. Dans *Cyst. candidus*, le noyau de copulation subit ensuite une série de divisions et l'oospore mûre renferme 32 noyaux.

Berlese a observé des processus analogues dans *Cystopus Portulacae*, *Peronospora Ficariae*, *P. Alsinearum* et *P. effusa*. Toutefois, cet auteur ne partage pas l'opinion de Wager au sujet de la réduction chromatique. Selon lui, elle serait postérieure à la formation de l'œuf et s'effectuait au moment de la germination.

Les recherches de Stevens (1, 2 et 3) ont montré que ce mode de sexualité est loin d'être général. Cet auteur décrit trois formes de sexualité dans les Péronosporées.

1° Dans *Cystopus Bliti* et *Cystopus Portulacae*, l'anthéridies et l'oogone renferment de nombreux noyaux: ceux-ci sont au nombre d'environ 250 dans l'oogone et de 35 dans l'anthéridie. Le cytoplasme se différencie bientôt en ooplasme et périplasme. Ce dernier seul renferme les noyaux. Ceux-ci subissent une mitose. Un certain nombre des noyaux en voie de mitose sont situés sur la ligne de démarcation de l'ooplasme et du périplasme et les noyaux-fils qui en dérivent vont se placer, l'un dans l'ooplasme, l'autre dans le périplasme. Après cette division, l'ooplasme renferme environ 50 noyaux. Il possède au centre un cenocentre, qui semble exercer un rôle attractif vis à vis des noyaux mâles et femelles. Les noyaux de l'ooplasme subissent ensuite une deuxième mitose qui porte leur nombre à environ 100. Dans l'anthéridie, les noyaux subissent également deux mitoses successives et sont au nombre d'environ 100 (fig. 34).

C'est après la deuxième mitose de l'anthéridie et de l'oogone que se produit la fécondation. Elle consiste en une fusion par paires des

noyaux de l'anthéridie et de l'ooplasme. Les noyaux du périplasma ne jouent aucun rôle dans le phénomène: ils dégénèrent et servent comme le périplasma à la nutrition de l'œuf.

La reproduction sexuelle de *C. Bliti* est donc en somme une gamétangie typique analogue à celle qu'on rencontre dans la plupart des Mucorinées.

2° Dans *Cystopus Tragopogonis*, les phénomènes ne diffèrent pas au début, mais la fécondation ne se produit qu'entre un seul des noyaux de l'anthéridie et de l'oogone. Il n'y a donc dans l'anthéridie et

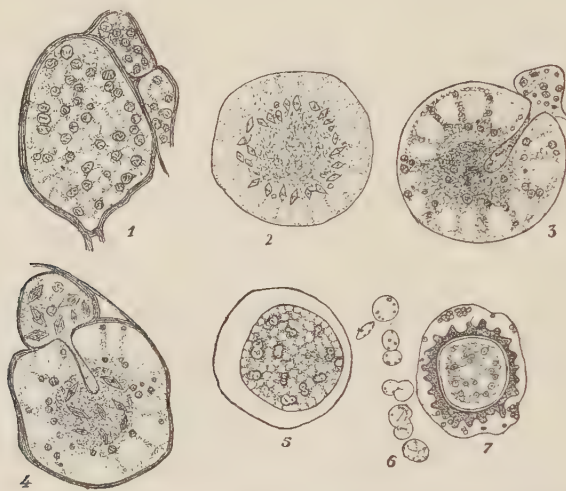


Fig. 34. Fécondation dans *Cystopus Bliti*. 1 Accolement de l'oogone et de l'anthéridie; 2 Stade de l'oogone où les noyaux se localisent dans le périplasma et subissent leur première mitose. 3 L'anthéridie s'introduit dans l'ooplasme au centre duquel on aperçoit le cenocentre. 4 Les noyaux de l'anthéridie et l'ooplasme subissent une seconde mitose. 5 Copulation des noyaux dans l'ooplasme. 6 Noyaux en voie de copulation. 7 Oospore mûre (d'après Stevens).

l'ooplasme qu'un seul noyau fonctionnel, tous les autres se détruisent. Après la copulation, l'unique noyau qui en résulte subit plusieurs mitoses répétées si bien que l'oospore est multinucléée (fig. 35, 1 à 4). Le *C. Tragopogonis* peut être considéré comme une forme de transition entre *C. Bliti* et *C. candida* que nous allons décrire.

3° Dans *Cystopus candidus*, le périplasma et l'ooplasme ne se différencient qu'après l'achèvement de la deuxième mitose: tous les noyaux, à l'exception d'un seul se rendent dans le périplasma qui s'isole par une cloison. L'anthéridie renferme un ou deux noyaux, un seul est employé à la fécondation et va se fusionner avec l'unique noyau de l'ooplasme (fig. 35, 5 et 6). Ici encore, le noyau copulé subit une série de divisions et l'oospore devient multinucléée.

Cette évolution de la sexualité dans les Péronosporées est considérée par Stevens comme dérivée de la gamétangie typique de *Cystopus Bliti*. D'après Dangeard (9), elle serait due à une accentuation de l'hétérogamie: lorsque l'anthéridie offre un nombre suffisant de noyaux, il y a gamétangie typique comme dans *C. Bliti*; au contraire lorsque l'anthéridie ne renferme pas assez de noyaux, la reproduction ne peut plus s'effectuer qu'entre un seul des noyaux mâles et femelles et on arrive ainsi au mode de fécondation de *C. Tragopogonis* et de *C. candidus*.

Stevens admet comme Wager que les mitoses qui précèdent la fécondation seraient le siège de la réduction chromatique.

Davis (1) décrit des phénomènes analogues et confirme en tous points les résultats de Stevens.

De son côté, Ruhland (2) retrouve dans *Cystopus Lepigioni*, un mode de sexualité analogue à celui de *C. candida*, seulement il constate que l'unique noyau de l'ooplasme subit avant la fécondation une mitose qui produit deux noyaux-fils dont l'un dégénère et dont l'autre devient le noyau femelle. Ruhland attache une grande importance à cette division nucléaire qui lui paraît générale chez tous les Péronosporées et qu'il retrouve dans *Peronospora Alsinearum*, *Sclerospora graminicola*, et *Plasmospora densa*. Il la considère comme destinée à assurer la réduction chromatique qui se placerait donc avant la fécondation.

Rosenberg retrouve des processus analogues dans *Plasmospora alpina*. Dans cette espèce, l'oogone renferme environ 45 noyaux dont le nombre se trouve doublé par une première mitose. Tous les noyaux passent le périplasme, à l'exception d'un seul qui devient le noyau de l'ooplasme et se place près du cœnocentre. A ce moment, une seconde mitose affectant presque tous les noyaux se produit. Le noyau de l'ooplasme en se divisant donne le noyau femelle et un noyau-frère qui dégénère. L'anthéridie contient d'abord 5 noyaux. Ceux-ci subissent comme les noyaux de l'oogone deux mitoses successives. Un seul de ces noyaux s'introduit dans l'ooplasme et se fusionne avec le noyau mâle.

S'appuyant sur le fait que les noyaux de l'oogone et de l'anthéridie traversent un stade synapsis avant la première mitose, Rosenberg considère les deux divisions successives comme des mitoses de réduction.

Plus récemment Krüger a repris l'étude de la fécondation de *Cystopus candidus* et de *Peronospora Ficariae* (fig. 36). Selon lui, les noyaux de l'anthéridie et de l'oogone sont le siège d'une seule mitose qui ne diffère pas de la mitose typique. Les noyaux qui résultent de cette mitose offrent donc le même nombre de chromosomes que les noyaux des cellules du mycélium. Ils émigrent dans le périplasme, sauf un seul qui devient le noyau de l'ooplasme. Contrairement aux observations précédentes, Krüger ne constate aucune mitose du noyau de l'ooplasme. L'anthéridie envoie dans l'ooplasme un seul noyau et les deux noyaux



males et femelles s'assemblent par paire et restent longtemps accolés avant de se fusionner. Le noyau de copulation se distingue par sa grande richesse en chromatine. Il subit bientôt plusieurs mitoses et l'oospore adulte est plurinucléée. La première de ces mitoses présente des caractères spéciaux qui font admettre à l'auteur qu'elle est hétérotypique. Les noyaux-fils qui résultent de ces divisions renferment 16 chromosomes, tandis que le noyau de la zygospore en possédait un plus



Fig. 35. Gamétangie dans *Cystopus Tragopogonis* (1 à 4) et dans *Cystopus candidus* (5 et 6). 1 Anthéridie et oogone avec noyaux en mitose. 2 Oogone dans l'ooplasme duquel les noyaux subsistent à côté du cœnocentre, les autres sont en voie de dégénérescence. 4 Introduction d'un des noyaux mâles dans l'ooplasme. 5 Pénétration de l'anthéridie dans l'ooplasme dans *Cyst. candidus*. Un seul des noyaux de l'oogone reste dans l'ooplasme, les autres se rendent dans le périplasme. 6 Fusion des noyaux mâle et femelle (d'après Stevens).

grand nombre. Ainsi pour Krüger, la réduction chromatique se placerait donc immédiatement après la fécondation. Comme, on le voit, à part la question de la réduction, chromatique, la sexualité des Péronosporées ne laissent plus subsister aucune obscurité.

C. Saprologénies. — Un autre cas de gamétangie se rencontre dans les Saprologénies, toutefois la question n'est pas encore complètement éclaircie. Depuis fort longtemps, elle est le sujet de controverses. On sait que Pringsheim admettait, il y a déjà longtemps, l'existence d'une véritable fécondation dans les Saprologénies.

Au contraire, de Bary considérait ce groupe comme parthénogénétique; d'après cet auteur, les anthéridies font le plus souvent défaut et, lorsqu'elles existent, ont perdu leur fonction et ne représentent plus que les organes témoins d'une reproduction sexuelle aujourd'hui dégénérée.

Les cytologistes modernes se partagent encore entre les deux opinions. Fisch et plus récemment Hartog (1) et Davis admettent que la parthénogénèse est générale chez les Saprolégniées et que

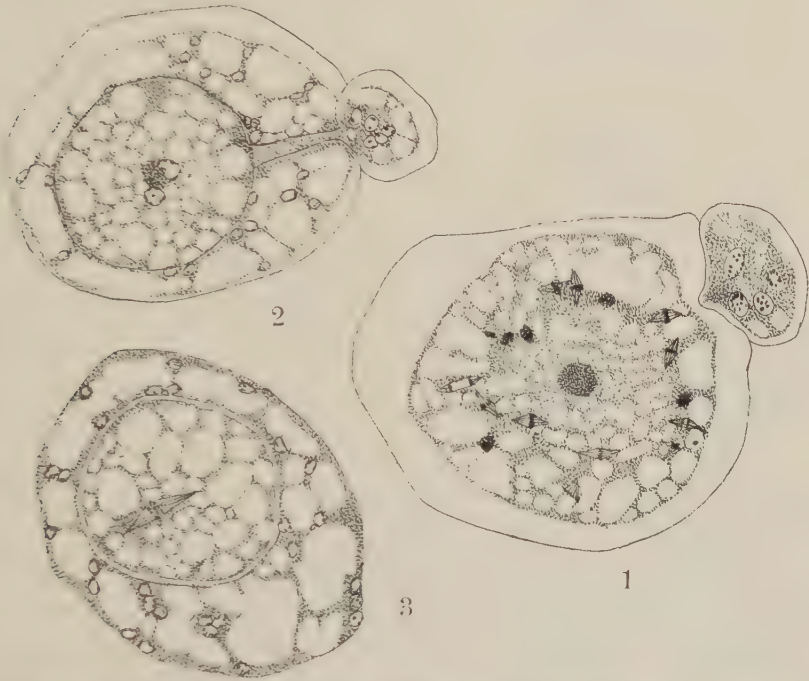


Fig. 36. Gamétangie dans *Albugo candida*. 1 Différenciation de l'ooplasm: les noyaux sont en mitose; le cenocentre occupe le mitose de l'ooplasm. 2 Oogone ayant reçu un des noyaux de l'antheridie; les 2 noyaux sexuels sont rapprochés dans l'ooplasm et vont se fusionner. 3 Première mitose de l'oospore (d'après Krüger).

les anthéridies ne se fusionnent pas avec les oogones. Au contraire, Trow, Miyake, Claussen et Kasanowsky observent dans un certain nombre d'espèces une véritable fécondation et pensent que la parthénogénèse est loin d'être la règle.

C'est Trow (1) qui a décrit le premier la fécondation dans l'*Achylia americana*. Dans cette espèce, l'antheridie et les oosphères renferment plusieurs noyaux. Ceux-ci subissent presque tous une mitose. Puis l'antheridie et les oosphères s'anastomosent: à ce moment, la plupart des

noyaux des oosphères entrent en dégénérescence après s'être divisés amitotiquement. Finalement, Trow n'observe plus dans chaque oosphère que deux noyaux et un ovocentre: l'un des noyaux, situé au centre, est le noyau femelle, l'autre occupe la périphérie de l'oosphère vers l'orifice du tube de communication qui relie l'oosphère à l'antheridie, et Trow le considère comme le noyau mâle. Bientôt après, les oosphères s'entourent

d'une membrane et leurs deux noyaux se fusionnent en un gros noyau central.

Hartog (2), qui reprend la question, admet au contraire que les figures amitotiques, décrites par Hartog comme précédant la dégénérescence de la plupart des noyaux des oosphères, représenteraient des fusions nucléaires. Tous les noyaux se fusionneraient jusqu'à ce qu'il ne subsiste qu'un seul noyau par oosphère, ce qui confirmerait des résultats antérieurs de Fisch. Il y aurait donc parthénogamie.

Cependant Trow (2 et 3) appor- tent bientôt de nouveaux argu- ments en faveur de son interpré- tation, avec l'étude du *Pythium ultimum*. Il constate que l'oogone renferme environ douze noyaux et l'antheridie trois ou plus. Ces noyaux subissent une mitose qui double leur nombre. L'oogone se différencie alors en une seule oosphère centrale et un périplasma périphérique: dans l'oogone, la plu- part des noyaux émigrent dans le périplasma et y dégèrent. Dans

l'antheridie, les noyaux restent au contraire disséminés dans tout le cytoplasme. Bientôt, l'antheridie envoie un tube de communication qui pénètre dans l'oosphère après avoir traversé le périplasma. Un des noyaux de l'antheridie émigre alors dans l'oosphère qui s'entoure d'une fine membrane et digère le périplasma qui sert à sa croissance. Ce n'est que lorsque cette membrane s'est épaissie que les noyaux mâle et femelle se fusionnent. L'oospore produit alors un gros globule de graisse qui refoule sur le côté le noyau de copulation.

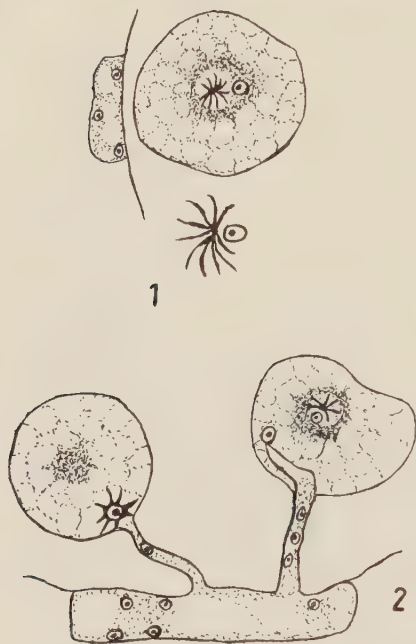


Fig. 37. 1 Gamétangie dans *Achlya de Baryana*. Oosphère et portion d'antheridie. Dans l'oosphère, on voit le noyau et l'ovocentre. En bas, un ovocentre très grossi. 2 Coupe d'un oogone et d'une antheridie d'*Achlya polyandra*, montrant la fécondation de deux oosphères. Dans l'oosphère de gauche, le noyau est caché sous l'ovocentre (d'après Trow).



L'oospore est alors mûre, le globule de graisse se résorbe et le noyau subit une série de divisions.

Miyake, de son côté constate des phénomènes analogues dans le *Pythium de Baryanum*. L'oogone renferme une douzaine de noyaux et l'anthéridie en offre trois ou quatre ou d'avantage (fig. 38). Ceux-ci subissent d'abord une mitose qui en double le nombre. Dans l'anthéridie, tous les noyaux dégénèrent à l'exception d'un seul; dans l'oogone, la plupart des noyaux passent dans le périplasme et y dégénèrent. Finalement, il ne subsiste plus dans l'oosphère qu'un seul noyau situé au centre. A ce moment, l'anthéridie envoie son tube de copulation qui perfore la paroi de l'oogone et s'introduit dans l'oosphère. Le noyau de l'anthéridie émigre dans l'oosphère et s'y fusionne avec le noyau femelle.

A la suite d'une controverse de la part de Davis (2 et 3) qui se range à l'opinion de Hartog, Trow (3) reprend une troisième fois ses recherches sur la question. Dans l'*Achlya de Baryanum* et l'*A. polyandra* (fig. 37), il constate que l'anthéridie et l'oogone sont multinucléés: tous les noyaux subissent une première mitose où le nombre des chromosomes est de 8, puis quelques-uns des noyaux-fils qui en résultent se divisent de nouveau:

dans ces dernières mitoses, les chromosomes ne sont plus qu'au nombre de 4. Il y aurait donc une réduction chromatique qui correspondrait à ces deux mitoses successives. Quelques-uns des noyaux ainsi formés dégénèrent. Peu de temps après survient la séparation des oosphères, chaque oosphère renferme un seul noyau. Dans chaque oosphère, Trow observe un ovocentre.

L'anthéridie ne contient que 4 à 6 noyaux. Ceux-ci se divisent par mitose et les noyaux-fils qui résultent de cette division dégénèrent à l'exception d'un seul qui s'introduit dans l'oosphère et se fusionne avec le noyau femelle. Les oospores ainsi formées n'offrent plus qu'un seul noyau et les oosphères entrent à l'état de vie ralentie.

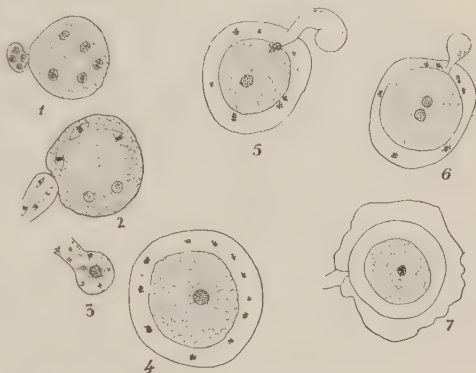


Fig. 38. Gamétangie dans *Pythium de Baryanum*. 1 Oogone et anthéridie. 2 Mitoses dans l'oogone et dans l'anthéridie. 3 Les noyaux de l'anthéridie dégénèrent à l'exception d'un seul. 4 Stade où les noyaux de l'oogone passent dans la zone périphérique et dégénèrent, sauf un seul d'entre eux, qui reste au centre et devient le noyau femelle. 5 et 6 Fusion de l'anthéridie et de l'oogone. 7 Oospore mûre (d'après Miyake).

On doit à Claussen (3) une étude plus récente sur *Saprolegnia monoica* qui confirme absolument l'opinion de Trow et de Miyake. Dans cette espèce (fig. 39), l'anthéridie et l'oogone renferment de nombreux noyaux et un cytoplasme très dense. Plus tard, il se produit une dégénérescence des noyaux et du cytoplasme de l'oogone. Cette dégénérescence s'effectue du milieu à la périphérie et se poursuit jusqu'à ce qu'il ne subsiste plus qu'un mince revêtement de cytoplasme avec un petit nombre de noyaux. Ceux-ci subissent chacun une mitose, puis le cytoplasme se condense autour de chaque noyau et forme

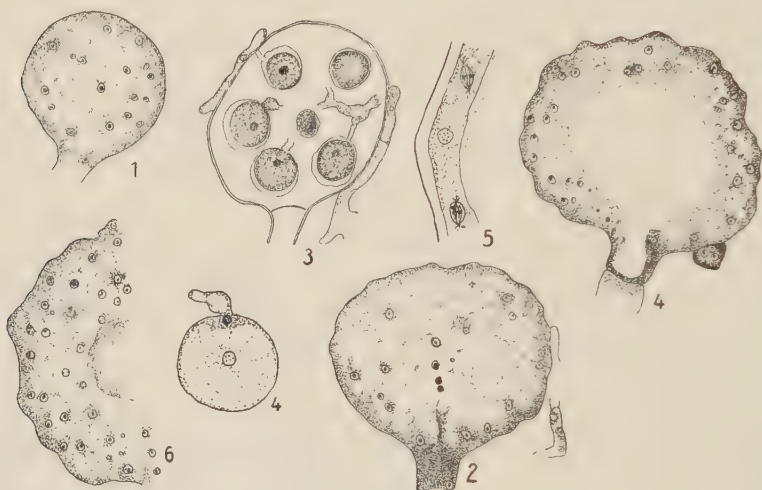


Fig. 39. Gamétangie dans *Saprolegnia monoica*. 1 Oogone. 2 Dégénérescence des noyaux et du cytoplasme dans l'oogone. 3 Accolement des anthéridies et des oosphères. 4 Oogone réduit à une couche pariétale de cytoplasme. 5 Division nucléaire dans le cytoplasme pariétal. 6 Noyaux résultant de cette division.

7 Fusion d'une anthéridie et d'une oosphère (d'après Claussen).

plusieurs oosphères uninucléées. L'anthéridie, après avoir poussé un prolongement dans l'oogone, se ramifie et envoie un rameau à chaque oosphère. Chaque rameau envoie dans l'oosphère correspondante une partie de son contenu et un seul noyau qui se fusionne avec le noyau femelle.

Selon Claussen, il ne se produit pas de réduction des chromosomes dans l'oogone contrairement à ce qu'a soutenu Trow. Les noyaux ne subissent dans cet organe qu'une seule division et non deux comme l'admet Trow. En outre ces mitoses n'offrent pas de stades synapsis. La réduction s'opérerait à la germination des oospores.

De son côté Kasanowsky confirme l'existence d'une sexualité dans l'*Aphanomyces laevis* (fig. 40). Il décrit dans l'oogone un grand nombre de noyaux qui émigrent bientôt vers la périphérie, tandis qu'au centre apparaît une grosse vacuole. Une grande partie des noyaux dégèrent, les autres subissent une mitose, puis dégèrent à leur tour à l'exception d'un seul qui devient le noyau de l'ooplasme. La vacuole centrale est rejetée vers la périphérie par un amas de cytoplasme qui s'accroît vers le centre et dans lequel se différencie un coenocentre. L'antheridie possède 4 à 6 noyaux: ceux-ci subissent une mitose, puis dégèrent tous à l'exception d'un seul qui s'introduit dans l'ooplasme. Là les deux noyaux mâles et femelles se fusionnent. L'oospore mûre renferme un seul noyau et un gros globule de graisse.

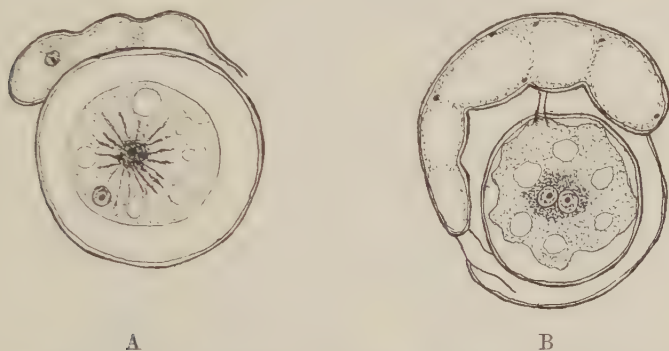


Fig. 40. Gamétangie dans *Aphanomyces laevis*. A. Oosphère avec son noyau et son coenocentre. L'antheridie accolé à l'oosphère renferme un seul noyau. B. Le noyau de l'antheridie s'est introduit dans l'oosphère: les deux noyaux sexuels sont accolés et vont se fusionner. Dans l'antheridie, on distingue encore quelques grains qui sont des noyaux en voie de dégénérescence (d'après Kasanowsky).

Il est donc aujourd'hui démontré que si un grand nombre de Saprolegniées ont perdu leur sexualité, il en est quelque-unes qui ont conservé ce phénomène.

D. Entomophthorées. — En dehors du *Basidiobolus* dont nous avons déjà décrit la fécondation, on ne connaît que très peu la cytologie de la fécondation dans les autres Entomophthorées qui n'ont été l'objet que d'une étude récente de Riddle qui a montré que dans le genre *Empusa* les gamètes sont multinucléés et que le phénomène se rattache par conséquent à la gamétangie.

E. Ancylistées. — On retrouve la gamétangie dans les Ancylistées, d'après Dangeard (9).

L'*Ancylistes Closterii*, parasite des Clostéries, forme à l'intérieur de ces Algues plusieurs filaments parallèles qui ne présentent d'abord aucune cloison et qui peuvent provenir soit de la ramification d'un



seul individu, soit de plusieurs parasites: Les filaments offrent plusieurs noyaux (fig. 41). L'*A. Closterii* est généralement dioïque, mais il peut être parfois monoïque. C'est ainsi qu'on peut rencontrer des filaments cloisonnés en articles qui remplissent les uns par rapport aux autres le rôle d'anthéridie et d'oogone. La reproduction sexuelle se produit toujours à la fin de la végétation. Elle débute par un cloisonnement en articles du thalle. Chacun des articles ainsi formés devient un gamétange. Les gamétanges sont le siège d'une division nucléaire. Le gamétange mâle est plus grêle et renferme moins de noyaux que le gamétange femelle: il offre ordinairement 4 noyaux, tandis que le gamétange femelle en contient 8 à 12. La communi-



Fig. 41. Gamétangie dans *Ancylistes Closterii*. 1 Un Ancyliste dans une Clostérie. 2 et 3 Fécondation. 4 Oospores mûres (après Dangeard).

cation entre les anthéridies et les oogones s'effectuent au moyen d'une branche copulatrice développée par l'organe mâle et au moyen de laquelle le cytoplasme et les noyaux de l'anthéridie pénètrent dans l'oogone.

A partir du moment où le contenu de l'anthéridie est déversé dans l'oogone, celui-ci se renfle dans la partie médiane et de bonne heure la partie de la membrane qui y correspond présente des traces de cutinisation. Le cytoplasme avec ses noyaux se retire des extrémités en se contractant et il forme à droite et à gauche une cloison qui l'isole de sa partie abandonnée. L'oospore à ce moment a l'aspect d'un tonnelet. Une nouvelle contraction se produit ordinairement et le cytoplasme s'entoure alors d'une double membrane dont l'extérieur est cutinisée. Cette oospore prend un contour elliptique ou sphérique.

Dangeard n'a jamais pu observer, la fusion nucléaire. Celle-ci doit se faire à la germination de l'œuf. Dangeard pense cependant qu'elle peut ne pas se produire et que les noyaux mâles et femelles resteraient distincts à l'état de noyaux conjugués. Il s'agit donc d'une gamétangie typique analogue à celle des Mucorinées et de l'*Alb. Bliti*.

Le *Myzocyttium vermicolum* se développe dans l'intérieur des Anguillules sous forme de cordons de longueur variable (fig. 42).

La reproduction sexuelle intervient à la fin de la végétation et s'effectue au moyen d'oogones et d'anthéridies. Les oogones se développent ordinairement sur un même filament, mais ils peuvent aussi appartenir à des individus différents. Dans les premiers stades du développement, le filament situé dans le corps de l'Anguillule se cloisonne en articles qui prennent un aspect différent. Tandis que ceux qui sont destinés à fournir les anthéridies restent cylindriques, les autres se renflent et deviennent des oogones. Les oogones renferment ordinairement 8 noyaux, les anthéridies n'en offrent que deux. Au moment de la fécondation, l'anthéridie perce la cloison qui la sépare de l'oogone et son contenu passe dans la gamétange femelle.

Au point de vue cytologique, le cytoplasme de l'oogone se contracte au milieu de la cellule: ses noyaux dégénèrent à l'exception d'un seul. L'anthéridie ne renferme plus qu'un seul noyau, le second ayant dégénéré. Après la réunion des cytoplasmes, l'oospore s'arrondit dans l'oogone et s'entoure bientôt d'une membrane. Les deux noyaux

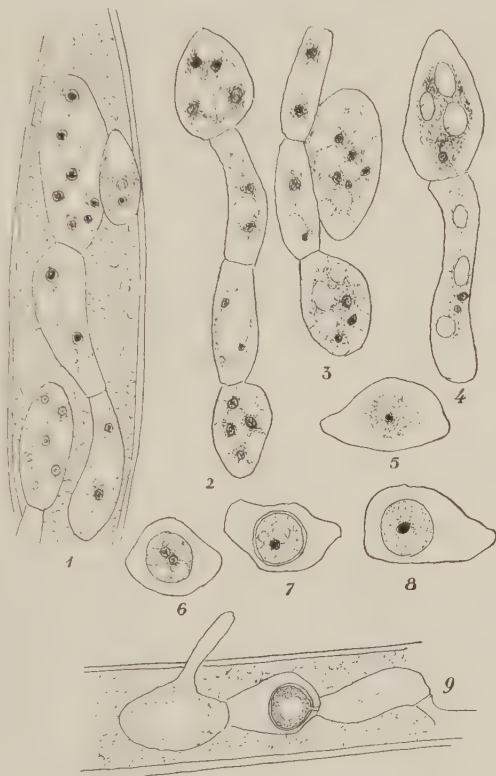


Fig. 42. Gamétangie dans *Myzocyttium vermicolum*. 1 Un *Myzocyttium* dans un Anguillule. 2 Cordon formé par deux anthéridies au milieu et par deux oogones aux extrémités. 3 et 4 Oogones et anthéridies. 5 à 8 Oospores pendant et après la fusion nucléaire. 9 Un individu dans une Anguillule avec une oospore (d'après Dangeard).

restent quelques temps distincts et plus ou moins rapprochés, puis finissent par se fusionner. La fusion nucléaire opérée, la membrane ne tarde pas à se couvrir d'épaississements réticulés.

La reproduction sexuelle de *Myz. vermiculum* est donc absolument comparable à celle de l'*Alb. candida* et de *Phythium*.

E. Hémiascées. — Un dernier exemple de gamétangie, du même type que celle des Péronosporées, se rencontre dans les Hémiascées. Le *Dipodascus albidus* a été étudié au point de vue cytologique par Juel (3) et plus récemment par Dangeard (9). Voici d'après ces auteurs comment elle s'effectue. La reproduction sexuelle s'effectue dans le *Dipodascus* au moyen de deux rameaux formés généralement par deux cellules contigües d'un même filament (fig. 43). Ceux-ci renferment un grand nombre de noyaux, ils se délimitent par une cloison basilaire et forment chacun un gamétange. Les deux gamétanges sont de dimensions inégales: l'un est un peu plus petit et représente l'anthéridie, l'autre légèrement plus gros constitue l'oogone.

Bientôt, un des noyaux de l'oogone grossit et se développe plus que les autres. Il en est de même dans l'anthéridie. Il se différencie ainsi dans les deux gamétanges un noyau reproducteur ou fonctionnel.

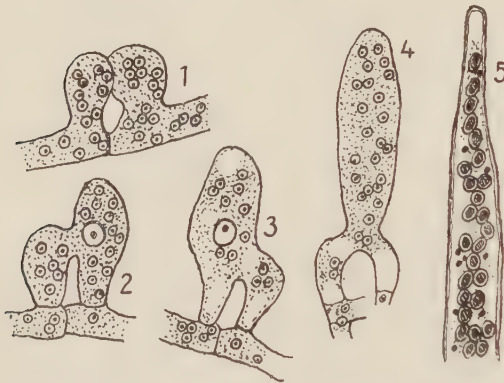


Fig. 43. Gamétangie dans *Dipodascus albidus*.  
1 à 3 Divers stades de la copulation. 4 Formation de l'asque. 6 Asque mûr (d'après Juel).

L'anthéridie et l'oogone s'anastomosent par leur extrémité et forment à leur point de contact un renflement qui représente l'oosphère. Tous les noyaux mâles et femelles s'introduisent dans l'oosphère, mais la fusion nucléaire ne s'opère qu'entre les deux noyaux fonctionnels, les autres ne jouent aucun rôle. La fusion nucléaire opérée,

l'œuf s'allonge et se transforme en asque. Le noyau de copulation subit une série de divisions successives qui fournissent un très grand nombre de noyaux autant de chacun desquels le cytoplasme se condense pour former autour d'ascospores. Pendant ce temps, tous les noyaux qui n'ont pas servi à la fécondation dégénèrent et servent d'aliments aux ascospores.



Récemment, Buchholtz<sup>1)</sup> a observé dans une autre Hémiascée, l'*Endogone lactiflua*, une reproduction sexuelle assez analogue. Les deux gamétanges sont des renflements formés à l'extrémité de certains hyphes. L'un, un peu plus gros, représente le gamétange mâle. Les deux gamétanges renferment de nombreux noyaux situés dans leur région périphérique. L'un de ces noyaux augmente de volume et devient le noyau reproducteur. Les noyaux émigrent tous à la base de chaque gamétange à l'exception du noyau reproducteur. Une cloison transversale sépare à l'extrémité du gamétange mâle, une anthéridie, et à l'extrémité du gamétange femelle, une oosphère. Les deux gamètes ainsi délimités s'anastomosent par un canal de copulation, puis tout le contenu du gamète mâle passe dans l'oosphère. Les deux noyaux sexuels émigrent alors dans une évagination de l'oosphère dans laquelle ils se fusionnent. C'est aux dépens de cette évagination que se développe l'asque. L'*Endogone Ludvigii* présenterait, d'après Buchholtz, les mêmes phénomènes.

#### D. Parthénogamie.

A. Urédinées. — On doit les premières indications sur la sexualité des Urédinées aux travaux de Dangeard et Sappin-Trouffy, de Poirault et Raciborski et surtout à ceux de Sappin-Trouffy.

Dangeard et Sappin-Trouffy ont montré que les écidiospores offrent toujours deux noyaux accolés et se divisant simultanément. Ces noyaux ont chacun 2 chromosomes. A partir de ce stade, on observe toujours deux noyaux dans toutes les cellules, c'est-à-dire dans le mycélium qui résulte de la germination des écidiospores, dans les urédospores, dans le mycélium qui en dérive et dans les jeunes teleuspores. Ce n'est qu'à partir de ces dernières que s'arrête cette longue série de générations de cellules binucléées. Pendant l'épaississement de la membrane de la téléutospore, on constate, en effet que les deux noyaux se fusionnent en un seul très gros noyau qui renferme 4 chromosomes. A la germination de la téléutospore, ce noyau subit deux mitoses successives nécessaires à la formation des 4 cellules du promycélium et c'est au cours de ces divisions que s'effectue la réduction chromatique. Dès la prophase de la première mitose, on ne compte plus que 2 chromosomes. Dangeard et Sappin-Trouffy considèrent cette fusion nucléaire comme une véritable fécondation. La longue lignée de cellules binucléées, qui commence à l'écidiospore pour aboutir à cette fusion, aurait pour rôle, d'après ces

---

<sup>1)</sup> L'auteur considère cette espèce comme appartenant aux Phycomycètes.

auteurs, de préparer la fécondation, en séparant les noyaux sexuels par de nombreuses générations et en réalisant ainsi l'amphimixie. La téléutospore aurait donc la valeur d'un œuf.

Poirault et Raciborski observent les mêmes phénomènes, mais refusent de voir une véritable fécondation dans cette fusion qui survient dans la téléutospore.

Ces faits sont vérifiés par un grand nombre d'auteurs. De Istwanfi, ne se prononce pas sur la signification du phénomène. Wager (2) considère la fusion nucléaire de la téléutospore comme un simple phénomène végétatif, mais qui cependant serait physiologiquement équivalent à une fécondation. Percy Groom voit dans ce phénomène le type d'un nouveau mode de fécondation qu'il nomme deuterogamie. Enfin ces faits sont vérifiés plus récemment par Juel (1 et 2).

Les travaux de Maire (2) sur l'évolution nucléaire des Urédinées ont fourni une autre interprétation très ingénieuse de cette fusion nucléaire, suggérée par Vuillemin. On sait que d'une manière générale, dans la fécondation, les noyaux mâles et femelles, une fois réunis dans l'œuf ne se fusionnent pas toujours immédiatement. Dans beaucoup de cas, ils s'appliquent seulement l'un sur l'autre et ne se confondent en un seul noyau que pendant la première mitose de l'œuf. Bien plus, chez certains animaux, les Copépodes, par exemple, non seulement les noyaux sexuels conservent leur individualité, mais ils se divisent pendant la première mitose de la segmentation, simultanément, sans se fusionner, et ce n'est qu'après un certain nombre de mitoses qu'ils finissent par se confondre en un seul noyau.

Partant de ces données, Maire admet dans l'évolution des Urédinées l'existence, comme dans les autres végétaux, de deux phases, d'une haplophase constituant le gamétophyte, et une diplophase représentant le sporophyte. Seulement dans les Urédinées, et en cela, ces Champignons diffèrent des autres végétaux, la diplophase est constituée, non pas par des cellules à un seul noyau, mais par des cellules à deux noyaux restés individualisés, renfermant chacun  $2n$  chromosomes et qui se divisent toujours simultanément, par mitoses conjuguées, comme les noyaux de l'œuf des Copépodes au début de sa segmentation. Maire admet que dans le développement d'un Métaphyte ou d'un animal, le noyau à  $2n$  chromosomes représente un double noyau où la chromatine paternelle et maternelle restent individualisées, c'est-à-dire deux noyaux distincts confondus dans une même membrane. Aussi ne voit-il pas de différence essentielle entre le sporophyte constitué par des cellules à un seul noyau à  $2n$  chromosomes et le cas réalisé par les Urédinées où le sporophyte est représenté par des cellules avec association synergique de deux noyaux restés individualisés et formant ce que Maire appelait un

synkaryon<sup>1)</sup> et qu'il désigne maintenant sous le nom de dikaryon. Quant à la fusion nucléaire qui se produit dans les jeunes téléospores et termine le tronçon à deux noyaux ou diplophase, elle ne représente pas, d'après la théorie de Maire, une fécondation, mais le début de la réduction chromatique: elle correspond à la réduction numérique des chromosomes et consiste en la fusion de ces éléments deux à deux, amenant leur réduction de moitié. Elle est donc le point de départ du gamétophyte ou haplophase. Maire a d'ailleurs montré que dans la première division du noyau du promycélium, il existe un stade synapsis et que la première mitose semble être hétérotypique.

Ainsi dans une Urédinée, il y aurait deux tronçons, le sporophyte ou dikaryophyte, qui commence à la base de l'écidiospore et se termine à la téléospore, et le gamétophyte, qui va de la téléospore à l'écidie. Mais ici, contrairement à la règle générale, il n'y a pas de fécondation, et si l'on veut trouver quelque chose de comparable à une fécondation, il faut le rechercher, non pas dans la fusion nucléaire de la téléospore, mais dans la formation de l'écidiospore. La formation d'une cellule à deux noyaux qui devient le point de départ des écidiospores constituerait l'équivalent d'un processus sexuel.

Les récentes découvertes de Blackman et Christman, et de Fraser, bientôt confirmées par un grand nombre d'auteurs, sur l'origine du dikaryon des Urédinées ont apporté une remarquable confirmation à l'opinion de Maire.

Blackman (1) a pu suivre dans le détail la formation du dikaryon dans le *Phragmidium violaceum* et le *Gymnosporangium clavariaeforme*. L'écidie qui se développe sous l'épiderme d'une feuille est formée, à l'origine, d'une rangée de cellules à un seul noyau: celles-ci se divisent chacune par une cloison transverse en une cellule mononucléée supérieure qui restera stérile et une cellule inférieure également mononucléée que l'auteur considère comme une oosphère et qui sera fertile (fig. 44). Cette dernière s'accroît et après un stade de repos est fécondée par la migration à son intérieur d'un noyau venu d'une cellule indifférenciée de sa base. Les deux noyaux s'accolent et constituent le dikaryon qui subsistera jusqu'à la téléospore. L'oosphère ainsi fécondée, s'allonge et produit une chaîne d'écidiospores à 2 noyaux. Avec la théorie de Maire, l'accolement de ces deux noyaux constituerait donc une véritable fécondation. Toutefois, Blackman pense

<sup>1)</sup> Cette expression a été justement critiquée par Pavillard (2). Elle est employée en effet dans un sens différent par les zoologistes qui comprennent sous le nom de synkaryon tout noyau diploïde à  $2n$  chromosomes. Pour remédier à cet inconvénient, Maire (7) a proposé récemment de remplacer ce terme par celui de dikaryon.



qu'il s'agit plutôt d'un processus de remplacement d'une fécondation disparue, c'est-à-dire, selon Hartmann, d'une parthénogamie.<sup>1)</sup>

Blackman, reprenant une ancienne théorie de Tulasne et de Stahl sur la valeur sexuelle des apothécies, considère en effet les spermogonies comme ayant la valeur d'organes mâles et les spermaties comme des gamètes mâles ou microgamètes. L'étude cytologique qu'il a faite des spermaties lui a montré que ces éléments offrent la structure,

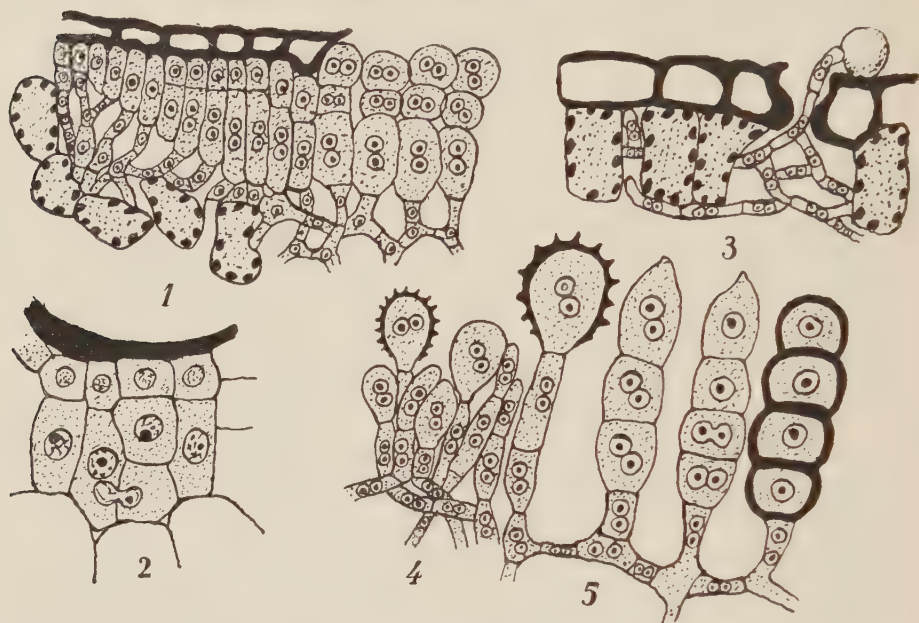


Fig. 44. Diverses phases du développement de *Phragmidium violaceum*. 1 Fragment de la coupe longitudinale d'une écidie. A gauche, le mycélium donne des rameaux producteurs d'écidiospores dont les cellules se divisent en une cellule supérieure stérile et une cellule inférieure fertile, cette dernière renfermant deux noyaux. A droite, les cellules fertiles germent en chapelets d'écidiospores. 2 Fragment d'une écidie vue à un plus fort grossissement et montrant des rameaux formés chacun d'une cellule fertile et d'une cellule stérile. Un noyau d'une cellule voisine s'introduit dans l'une d'elles pour constituer le sporophyte. 3 Germination d'une écidiospore. 4 Urédospores à différents stades de leur développement. 5 Téléutospores à différents stades de leur développement (d'après Blackman).

non point de conidies, mais de véritables gamètes mâles, à cause de la grosseur relative du noyau, de la rareté du cytoplasme, de l'absence de toute réserve et de la présence d'une membrane cellulaire très mince.

<sup>1)</sup> Pavillard (2) a protesté récemment contre cette interprétation qui consiste à considérer formation des cellules binucléées comme un œuf; pour lui, l'effet dynamique de la fécondation est réalisé par ce phénomène, mais la fusion nucléaire intervient ensuite pour achever l'œuvre intime de la fécondation et le véritable œuf est la téléutospore.

D'un autre côté, la structure des cellules fertiles qui se montrent au début de l'écidie est celle des cellules femelles, de sorte que pour cet auteur, la jeune écidie est une sorte d'organe reproducteur femelle produisant des macrogamètes. Blackman voit même dans la cellule stérile qui surmonte la cellule fertile, le reste d'un trichogyne analogue à celui de Floridées, de Lichens et de Laboulbéniciées. Les Urédinées auraient donc eu ancestralement une reproduction sexuelle du même type que Floridées. Mais ce mode de fécondation aurait disparu; les spermaties ou microgamètes auraient cessés d'être fonctionnels et les macrogamètes se développeraient sans leur concours. La fusion de deux gamètes remplacerait ainsi la fécondation. Ce serait donc une parthénogamie qui suppléerait à une mérogamie ancestrale disparue au cours de l'évolution.

Dangeard (9) met en doute les observations de Blackman mais Christman (2) les confirme par l'étude du *Coeoma nitens*, *Uromyces Caladii* et de *Phragmidium speciosum* (fig. 45). Dans ces espèces, il constate que les filaments du thalle, qui rampent sous l'épiderme de la feuille et constituent l'écidie, produisent côte à côte un grand nombre de courts rameaux dressés, tous semblables et rapprochés par paires: le rameau se divise par une cloison transverse en deux cellules superposées dont la supérieure, plus petite, s'atrophie bientôt, tandis que l'inférieure, plus grande, s'anastomose largement avec la voisine. Par l'ouverture, les deux cytoplasmes se fusionnent, mais les deux noyaux demeurent séparés. Ainsi formé par la fusion de deux cellules identiques et reposant également de chaque côté sur les traces de deux rameaux générateurs, l'œuf possède donc côte à côte deux noyaux distincts. Il germe aussitôt en s'allongeant vers le haut, divisant simultanément ses deux noyaux et formant des écidiospores. Christman n'hésite pas à accepter la théorie de Blackman, seulement il n'admet pas le processus décrit par cet auteur.

Ces études sont poursuivies par Blackman et Fraser et Christman.

Blackman et Fraser (2) montrent que la formation du dikaryon chez les Urédinées peut s'effectuer, selon les cas, suivant trois processus différents. Tantôt, il y a migration du noyau d'une cellule végétative dans une cellule fertile qui peut être considérée comme une cellule femelle. C'est ce que les auteurs ont observé dans *Uromyces Poeae*, aussi bien que dans *Phrag. violaceum* qui avaient été l'objet de leurs études antérieures. Tantôt, il n'y a pas de cellule femelle, la cellule fertile est une simple cellule végétative non différenciée dans laquelle émigre le noyau d'une cellule végétative voisine (*Puccinia Poarum*). Il y aurait donc en ce cas pseudogamie. Tantôt enfin, les cellules fertiles se fusionnent par paires, comme Christman l'a constaté dans *Phrag. speciosum*, *Coeoma nitens* et *Uromyces Caladii*. Blackman et Fraser

retrouvent ce phénomène dans *Melampsora Rostrupi*. Ces trois processus seraient donc trois types différents de fécondation réduite qui auraient remplacés la fécondation normale en l'absence de spermaties fonctionnelles.

De son côté, Christman (3) retrouve une copulation entre deux cellules fertiles, analogue à celle de *Phr. speciosum*, dans *Phrag. Potentillae canadensis* et *Puccinia Peckiana*. Mais il n'admet pas que la formation du dikaryon puisse s'effectuer en aucun cas selon le processus décrit par Blackman et Fraser dans *Phr. violaceum*, *Uromyces Poae* et *Pucc. Poarum*. Blackman a observé en effet dans le

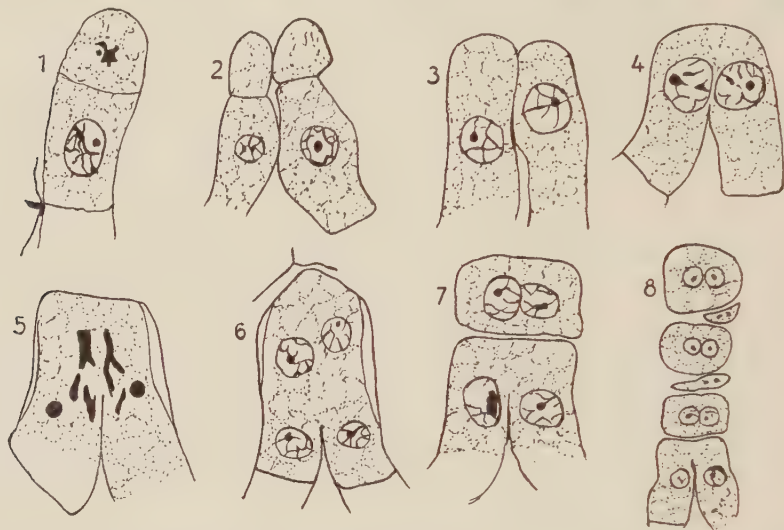


Fig. 45. Parthénogamie dans *Phragmidium speciosum*. 1 Un rameau producteur des écidiospores, divisé en une cellule supérieure, en voie d'atrophie, et une cellule inférieure fertile. 2 Deux rameaux accolés. 3 Deux cellules fertiles en voie de fusion. 4 Oeuf binucléé. 5 et 6 Oeuf en voie de cloisonnement. 7 Le cloisonnement est achevé et l'oeuf a formé sa partie supérieure une cellule-mère d'écidiospore. 8 Chapelet d'écidiospores formé par la germination d'un oeuf. Les écidiospores sont séparées par des cellules intermédiaires (d'après Christman).

mycélium diploïde de *Puccinia Podophylli* des migrations nucléaires analogues à celles figurées par Blackman et Fraser et il les considère comme des phénomènes anormaux et pathologiques.

Pour essayer de mettre fin à ces divergences de vue, Olive (4) (1908) reprend la question et observe la formation du dikaryon dans une série d'Urédinées (*Tiphragmium Umariae*, *Puccinia Peckiana*, *Phragm. Potentillae canadensis*, *Puccinia elegans*).<sup>1)</sup> Il retrouve généralement la

<sup>1)</sup> Il est à remarquer que dans *Pucc. elegans* et *Pucc. Malvacearum* dont le cycle est raccourci et qui ne possède pas d'écidies, la copulation se produit dans les cellules des filaments destinées à donner naissance aux téléospores. De même dans *Phrag. Potentillae canadensis*, la copulation s'opère à la base des urédiospores primaires et non à la base des écidiospores absentes dans cette espèce.



fécondation décrite par Christman. Toutefois, il remarque dans certains cas que les deux gamètes ne sont pas de même dimension et que la copulation semble s'opérer entre deux cellules d'âges différents: l'une a détachée sa cellule stérile, tandis que l'autre ne l'a pas encore formée. En outre, il constate que dans certains cas, les deux gamètes ne communiquent que par une perforation étroite. Cette dissemblance entre les deux gamètes et l'étroitesse de leur canal de communication expliqueraient les prétendues migrations nucléaires observées par Blackman et Fraser. Olive n'admet pas l'assimilation de la cellule stérile qui surmonte chaque gamète à un trichogyne. Il considère cette cellule stérile comme morphologiquement identique aux cellules gamètes sous-jacentes: ce serait tout simplement un gamète abortif et sans fonction.

Kurssanow confirme également l'existence d'une fusion entre gamètes différenciés dans *Puccinia Peckiana*. Il observe dans cette espèce quelques cas de migrations nucléaires qu'il considère avec Christman comme des phénomènes pathologiques. Enfin il constate parfois des copulations entre une cellule pourvue de trichogyne et une cellule dépourvue de cet organe. Pour lui, la cellule dépourvue de trichogyne en a possédé un qui s'est détaché de bonne heure. L'auteur n'est pas enclin à admettre la théorie formulée par Christman et par Blackman et Fraser qui consiste à assimiler la cellule stérile à un trichogyne, mais il considère les spermaties comme des éléments mâles sans fonction.

Dittschlag avec l'étude de *Puccinia Falcariae* confirme également l'opinion de Christman, Olive et Kursanow. Maire (6) observe des phénomènes analogues dans *Puccinia Bunii*.

Hoffmann a observé récemment le développement d'une variété d'*Endophyllum Semperviri*. Là encore, la formation des écidies s'effectue par le mode décrit par Christman, par fusion de deux gamètes. Ici, l'espèce ne produisant pas de téléutospores, le dikaryon se termine dans les écidiospores par fusion des deux noyaux. La réduction s'opère dans le promycélium issu de la germination des écidiospores.

Dans une étude récente, Sharp a constaté, que *Puccinia Podophylli*, diffère par son évolution nucléaire des autres Urédinées. Le mycélium haploïde dérivé de la téléutospore est constitué par des cellules plurinucléées. Les cellules de la base de l'écidie offrent aussi plusieurs noyaux. Cependant les écidiospores n'ont que 2 noyaux, de même que le mycélium diploïde qui en résulte. L'auteur n'a pu observer par quel processus s'opère la diplophase.

On doit à Fromme une étude plus récente de la formation des écidiospores de *Melampsora Lini*. L'auteur décrit une fusion de deux gamètes semblables analogues à celle qu'a constatée Christmann dans *Phragmidium speciosum*. Seulement chaque gamète est surmontée

non pas d'une seule cellule stérile comme dans les espèces étudiées jusqu'ici, mais de deux courtes cellules stériles. Fromme les considère comme des cellules protectrices: il ne les homologue pas à un trichogyne. Enfin l'auteur constate l'existence fréquente de fusions entre 3 ou 4 gamètes qui aboutissent à la formation de cellules-mères d'écidiopores multinucléées. Ce sont d'après lui des anomalies du développement.

Plus récemment encore, Werth et Ludwig ont montré que, dans *Puccinia Malvacearum*, le dikaryon, qui apparaît à la base de la téléutospore, résulte de la fusion de deux cellules d'inégales dimensions qui se fusionnent par leur extrémité supérieure: le noyau de la plus petite passe dans la plus grande qui se transforme ainsi en un œuf binucléé. Celui-ci s'allonge, ses noyaux se divisent par mitose conjuguées, puis il forme une petite chaîne de cellules binucléées qui se termine par la téléutospore.

Ainsi, tous ces résultats convergent pour démontrer que la formation du dikaryon représente bien une sexualité.

On voit donc le progrès considérable qui s'est accompli dans ces dernières années dans l'étude de la sexualité des Urédinées qui peut être considérée désormais comme à peu près résolue.

B. *Saccharomycétacées*. — Nous avons (7, 13 et 19) eu l'occasion d'observer dans les levures des processus sexuels qui semblent devoir être rapprochés de la parthénogamie. On a vu, au début de cet article, que certaines espèces appartenant aux genres *Schizosaccharomyces*, *Zygosaccharomyces*, *Debaryomyces* et *Guilliermondia* offrent une copulation qui se produit au moment de la formation de l'asque. La zygospore qui en résulte germe immédiatement en asque. C'est là le mode normal de sexualité des levures qui correspond d'ailleurs au mode de copulation des Endomycétacées et des Ascomycètes supérieurs auxquels on ait rattacher les levures. Mais dans la majorité des espèces, la sexualité a disparue et l'asque se développe par parthénogénèse aux dépens d'une cellule qui n'a pas subi de copulation. Cependant, dans certaines espèces, un processus sexuel nouveau est venu se substituer à la fécondation normale. C'est ainsi que dans le *Saccharomycodes Ludwigi* et dans quelques autres levures (levure de Johannisberg II et *Willia Saturnus*), nous avons constaté une copulation qui se produit entre les ascospores nées d'un asque parthénogénique (fig. 46).

<sup>1)</sup> La sexualité des Urédinées peut-être rapprochée de celle qui a été récemment signalée par Hartmann et Noegler dans l'*Amoeba diploidia*. Cette amibe est caractérisée par la présence constante de deux noyaux qui se divisent simultanément. A un moment donné, deux amibes s'enferment dans un kyste commun et dans chacune les deux noyaux se fusionnent en un seul. Après la copulation nucléaire, les deux amibes se fusionnent et les deux noyaux effectuent chacune deux divisions successives de maturation; ils se rapprochent ensuite, mais restent distincts, de telle sorte que l'œuf ainsi formé devient le point de départ de nouveaux individus binucléées.

Dans le *S. Ludwigii*, l'asque renferme toujours 4 ascospores: au moment de germer, ces ascospores copulent deux à deux au moyen d'un canal de copulation. Le noyau et le cytoplasme des deux ascospores s'introduisent dans le canal et c'est là que s'opèrent la fusion nucléaire et le mélange de cytoplasme. La fusion reste incomplète et la zygospore est formée de deux ascospores unies par un canal de copulation. C'est aux dépens de ce canal que s'effectue la germination de la zygospore: celui-ci donne naissance par une série de bourgeonnements à de nombreuses cellules végétatives.

Dans la règle, la copulation s'effectue toujours entre les 4 ascospores d'un même asque et à l'intérieur de cet asque, avant que sa



Fig. 46. Divers stades de la parthénogamie dans *Saccharomyces Ludwigii* (d'après Guilliermond).

paroi ne soit résorbée. Ce sont les bourgeons qui résultent de la germination de la zygospore qui, en se développant, perforent la paroi de l'asque. Cependant par suite de circonstances accidentelles, la copulation peut s'effectuer aussi entre les ascospores de deux asques différents.

Les phénomènes sont analogues dans la levure de *Johannisberg II* et dans *Willia Saturnus*. Toutefois, la levure de *Johannisberg* présente des particularités curieuses. Dans certains cas, la zygospore commence à bourgeonner avant que la fusion nucléaire n'ait eu lieu, et ce n'est que lorsque le bourgeon a acquis une certaine dimension que les deux noyaux se confondent; puis aussitôt fusionnés, le noyau qui en résulte, s'allonge dans le sens du bourgeon et se divise par



amitose. Enfin exceptionnellement, la fusion ne se produit pas, les deux noyaux restent accolés, se divisent simultanément de telle sorte que le bourgeon renferme deux noyaux: ceux-ci se fusionnent ensuite dans le bourgeon.

Cette copulation d'ascospores paraît assimilable à la parthénogamie. En effet, la cellule qui donne naissance à l'asque doit être considérée comme un gamète se développant par parthénogénèse. Comme la formation des ascospores nécessite deux divisions nucléaires successives, les noyaux qui en résultent se trouvent épuisés. Aussi s'explique-t-on que les ascospores éprouvent le besoin de compenser la perte de chromatine qu'a subi leur noyau au cours des deux divisions successives. Il est probable d'ailleurs, d'après ce que l'on sait des Ascomycètes supérieurs, que l'asque des levures est le siège d'une réduction numérique des chromosomes. La copulation des ascospores interviendrait donc pour remplacer la fécondation qui doit se produire au moment de la formation de l'asque et pour compenser la réduction chromatique.

Cependant, Nadson a proposé une nouvelle interprétation de cette copulation: pour lui, ce phénomène constituerait au contraire un acte sexuel primitif. Mais ses arguments ne nous paraissent pas très clairs.

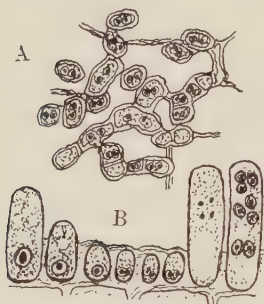


Fig. 47. *Exoascus deformans*. A. Mycélium végétatif à cellules binucléées. B. Divers stades de la fusion nucléaire et de la formation des asques (d'après Dangeard).

H. Marchand a démontré récemment que ces processus sont extrêmement fréquents dans les levures et se rencontrent dans les *S. ellipsoideus*, *validus*, *intermedius*, *turbidans* et plusieurs espèces voisines.

C. Exoascées. — Dangeard (2) a montré, il a longtemps, que les cellules du mycélium et les jeunes asques de l'*Exoascus deformans* offrent toujours deux noyaux. Ceux-ci se fusionnent dans les jeunes asques et l'unique noyau, qui résulte de cette fusion, subit 3 mitoses successives pour former les 8 ascospores. Dangeard a considéré cette fusion nucléaire comme un véritable processus sexuel (fig. 47).

Ikeno (1) a pu vérifier cette fusion nucléaire dans un certain nombre d'Exoascées (*Taphrina indigenes*, *Kusanoi*, *Johansonii*, et *Exoascus cerasi*, *pruni* et *deformans*).

Peut être s'agit là encore dans cette fusion nucléaire d'un processus parthénogamique, mais l'origine des cellules binucléées reste inconnue jusqu'ici.

D. Entomophthorées. — Un autre cas de parthénogamie a été observé par Vuillemin (1) dans une des Entomophthorée, l'*Ent.*

*gloeospora*, où la sexualité a disparu et où les spores durables sont considérés souvent comme des œufs parthénogénétiques ou azygospores.

D'après Vuillemin, l'azygospore de l'*E. gloeospora* ne renferme à son début qu'un seul noyau: celui-ci subit un certain nombre de divisions successives qui porte le nombre des noyaux à 16 et parfois davantage. A partir de ce moment, tous les noyaux se fusionnent deux à deux et ainsi de suite jusqu'à ce qu'il n'en subsiste qu'un seul dans l'azygospore. D'après Vuillemin, il s'agirait dans cette fusion nucléaire un équivalent à la fécondation: ce serait par conséquent une parthénogamie. Toutefois les résultats de Vuillemin sont contestées par les recherches plus récentes de Olive (2 et 3) qui d'ailleurs n'admet pas que les spores durables représentent des azygospores.

### E. Pseudogamie.

A. Autobasidiomycètes. — C'est à la pseudogamie que semble se rattacher la sexualité des Autobasidiomycètes. Les recherches de Dangeard (3) ont démontré depuis longtemps déjà, dans un grand nombre d'espèces d'Autobasidiomycètes, que la baside, au début de son développement, offre toujours deux noyaux et que ceux-ci se fusionnent avant la formation des basidiospores. Aussitôt cette fusion opérée, le noyau, qui en résulte, en se divisant en vue de la formation des basidiospores, subirait une réduction chromatique. Dangeard considère cette fusion comme un véritable processus sexuel (fig. 48).

Juel (1 et 2), puis Perrot ont confirmé l'existence de ce phénomène. De son côté, Wager (2) constate que les jeunes basides sont le siège d'une fusion nucléaire: mais d'après lui, il pourrait y avoir fusion de 2 à 8 noyaux. Il considère ce phénomène comme physiologiquement équivalent à la sexualité, mais lui refuse la valeur d'un véritable acte sexuel. Percy Groom admet que cette fusion représente un mode spécial de fécondation qu'il nomme deutérogamie.

Ruhland (1) a repris plus tard l'étude de l'évolution nucléaire des Basidiomycètes. Il constate que, dans le mycélium de ces Champignons, les articles renferment toujours deux noyaux et que ceux-ci sont souvent accolés par paire. En outre, il montre que, dans les jeunes basides, contrairement à l'opinion de Wager, on ne rencontre jamais que deux noyaux: ces noyaux se fusionnent pour donner le noyau secondaire de la baside. Il confirme donc les résultats de Dangeard sur la fusion nucléaire de l'asque.

Presqu'à la même époque, dans une étude très précise, Maire (2) a montré, comme Ruhland, que les deux noyaux qui se fusionnent dans la baside résultent d'une série de cellules binucléées dont les noyaux se divisent par mitose conjuguée. Les basidiospores offrent généralement deux noyaux, mais le mycélium qui dérive de la

basidiospore est toujours formé de cellules à un seul noyau; ces cellules peuvent ensuite dans les filaments âgés devenir plurinucléées par suite de la division directe de leur noyau, mais à un certain moment toutes les cellules qui sont destinées à former le carpophore deviennent binucléées. La formation de ces cellules binucléées s'effectue de très bonne heure et la plus grande partie du mycélium offre des cellules binucléées. Maire admet donc que les Basidiomycètes présentent une évolution nucléaire analogue à celle des Urédinées, avec un sporophyte représenté par des cellules binucléées et un gamétophyte à cellules uninucléées qui succède à la karyogamie de la baside. La fusion nucléaire qui s'opère dans la baside correspondrait donc au début de la réduction numérique des chromosomes et serait le point de départ du gamétophyte.

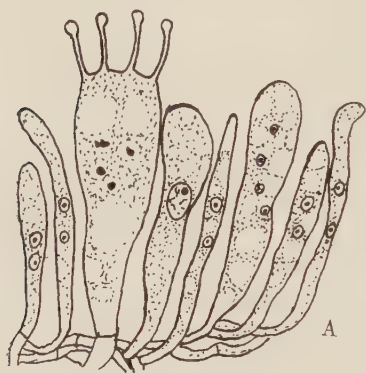


Fig. 48. A. Formation des basides dans *Hydnangium repandum*. Les jeunes basides offrent 2 noyaux qui se fusionnent ensuite (d'après Dangeard). B. Fusion nucléaire pendant la formation de la baside de *Cantharellus cinereus* (d'après Maire).

Les mitoses nécessitées par la formation des basidiospores qui s'effectuent dans la baside immédiatement après la karyogamie sont d'ailleurs accompagnées, selon Maire, d'une réduction de chromosomes. La première mitose est précédée d'un stade synapsis et présente les caractères d'une mitose hétérotypique. Les chromosomes sont au nombre de 2 dans chacun des deux noyaux du sporophyte. Le noyau secondaire de la baside qui résulte de la fusion des deux noyaux renferme 4 chromosomes; ceux-ci se soudent deux à deux au synapsis qui précède la première mitose et se dédoublent au cours de cette division.

Petri arrive de son côté à des résultats analogues avec l'étude de *Hydnangium carneum*, mais il observe dans la première mitose de la baside la présence de plus de 2 chromosomes. Cependant van Bambeke (3) a pu confirmer entièrement les résultats de Maire dans la même espèce.

Dans des recherches postérieures, Maire (5) a précisé les détails de la division hétérotypique dans plusieurs espèces dont surtout *Mycena galericulata*.



Dans cette espèce, le peloton chromatique du noyau secondaire de l'asque subit d'abord une fissuration longitudinale, puis se concentre sur un côté du noyau en un amas de chromatine qui correspond au synapsis. A un stade ultérieur, cet amas de chromatine se transforme en 4 chromosomes qui s'accolent et souvent se soudent partiellement pour former deux chromosomes doubles. A la plaque équatoriale, ceux-ci se séparent de nouveau et subissent pendant leur ascension au pôle une seconde scission longitudinale, de telle sorte qu'on trouve des stades avec 8 chromosomes disséminés sur le fuseau. Maire avait d'abord pris ces stades pour des débuts de prophase et avait considéré ces 8 chromosomes comme des protochromosomes, qui se souderaient ensuite en deux chromosomes définitifs. Bientôt, les 8 chromosomes ainsi formés ont émigré aux deux pôles où ils forment deux plaques d'anaphase à 4 chromosomes. Là les chromosomes se ressèrent et ne forment bientôt plus de 2 chromosomes doubles. A la prophase de la seconde mitose, les 2 chromosomes doubles réapparaissent, puis ceux-ci se dédoublent à la métaphase pour donner à l'anaphase deux plaques polaires de 2 chromosomes monovalents.

Fries (3) a récemment vérifié ces phénomènes dans *Nidularia pisiformis*. Il constate d'abord un synapsis, auquel fait suite un spirème pendant lequel le peloton chromatique apparaît formé de deux filaments accolés. Bientôt après, le peloton se sectionne en deux tonçons constitués chacun de deux filaments accolés, qui, selon Fries représentent deux chromosomes doubles (fig. 49). Ces deux chromosomes doubles ne tardent pas à se contracter, puis ils se séparent à la plaque équatoriale en 4 chromosomes monovalents qui subissent chacun une division longitudinale. Les 8 chromosomes qui résultent de cette division vont se placer aux pôles par groupe de 4. A la prophase de la seconde mitose, ces 4 chromosomes réapparaissent dans chaque noyau et semblent émigrer simplement aux deux pôles sans se diviser, pour former deux noyaux à 2 chromosomes.

Dans une étude plus récente, Wager (5) a contesté l'existence constante des cellules binucléées dans les Autobasidiomycètes. Dans *Mycena galericulata*, il observe dans les jeunes basides 6 à 8 petits noyaux, dont deux seulement se fusionnent. Dans d'autres espèces, il constate que la karyogamie s'effectue entre deux noyaux-frères. Mais ce sont là des résultats qui demanderaient à être vérifiés et qu'on ne saurait accepter qu'avec la plus extrême réserve. Pour ce qui concerne la première division du noyau secondaire de la baside, Wager admet qu'elle est hétérotypique, mais le nombre des chromosomes serait de 4 et non de 2.

On ignore encore par quel processus et à quel stade se forme le sporophyte, mais autant qu'il semble résulter des recherches de Maire, Harper (8), et des travaux plus récents de Nichols, il paraît

naître à un stade variable du développement par division nucléaire non suivie du cloisonnement de la cellule, ou par cloisonnement séparant des cellules binucléées, suivant que les cellules sporophytiques sont multinucléées ou uninucléées.



Fig. 49. Formation de la baside et mitose hétérotypique dans *Nidularia pisiformis*. 1 Baside jeune à 2 noyaux. 2 Fusion des deux noyaux. 3 et 4 Synapsis après la fusion nucléaire. 5 et 6 Spirème formé de deux cordons accolés. 7 et 8 Tronçonnement du spirème en 2 chromosomes doubles. 9 Plaque équatoriale à 4 chromosomes. 10 Métaphase. 11 Plaques équatoriales de la deuxième mitose, avec 2 chromosomes dans chaque noyau (d'après Fries).

Nichols, qui a cherché dans un grand nombre d'espèces l'origine du sporophyte, a montré qu'il n'apparaît pas à un stade déterminé, mais à un stade variable, qui précède la formation du carpophore. Les basidiospores renferment d'ordinaire deux noyaux et les cellules

du tubes germinatifs qui résultent de leurs germination sont généralement plurinucléées. Ensuite, elles deviennent le plus souvent uninucléées, puis apparaît le sporophyte à cellules binucléées. Le sporophyte peut se former de très bonne heure. En faisant germer des basidiospores des Coprins, Nichols a constaté, par exemple, que les cellules binucléées peuvent apparaître dans la deuxième ou troisième cellule du tube germinatif qui résulte du développement de la basidiospore. Dans d'autres cas, Nichols a constaté, dans la même espèce, que les cellules binucléées apparaissent un peu plus tard, dans des branches spéciales du mycélium issu de la basidiospore. Le sporophyte ne semble donc pas résulter de la fusion de deux cellules, d'une copulation, et ne naît pas dans des organes spéciaux, comme dans les Urédinées. Aussi peut-on assimiler sa formation, à une sorte de pseudogamie.

B. Ustilaginées. — Il semble exister des traces de sexualité chez le Ustilaginées, mais la question est restée encore très peu connue. Toutefois les quelques renseignements que nous possédions sembleraient indiquer que les Ustilaginées représentent comme beaucoup de Champignons, un groupe où la sexualité a subi une rétrogradation et ne s'est conservée que dans quelques formes. Dans les autres, on observe toujours cependant une fusion nucléaire dans les jeunes chlamydospores et ce phénomène semble devoir être assimilé à une pseudogamie.

On sait que, dans beaucoup d'Ustilaginées, les cellules du promycélium ou les sporidies issues de ce dernier s'anastomosent souvent deux à deux au moment de leur germination. De Bary admettait que ces fusions représentaient des phénomènes sexuels. Dangeard (1) au contraire a montré par l'étude cytologique des Ustilaginées que ces anastomoses ne sont pas accompagnées de fusion nucléaire et n'ont pas conséquent aucun caractère sexuel. Elles représenteraient simplement des anastomoses analogues à celles qu'on rencontre dans beaucoup de Champignons et dont le rôle n'est pas encore bien connu, mais qui en tous cas n'ont aucune relation avec la sexualité. Cependant, il résulte des recherches de Dangeard que les jeunes chlamydospores offrent toujours à leur naissance deux noyaux et que ceux-ci se fusionnent pendant l'épaississement de la membrane de la chlamydospore. Dangeard considère cette fusion nucléaire comme une véritable fécondation analogue à celle qu'il a décrite dans les Ascomycètes et les Basidiomycètes. La chlamydospore serait donc un œuf et pourrait être homologuée à la téléutospore des Urédinées.

Harper (5) qui a observé de son côté la germination des sporidies de diverses espèces d'Ustilaginées (*Ust. Carbo*, *Maydis*, *antherarum* et *scabiosa*) a confirmé les observations de Dangeard et a montré que les anastomoses qui se produisent entre les cellules du promycélium ou entre les sporidies lors de la germination ne sont pas accompagnées de fusion nucléaire.



Toutefois, la question s'est compliquée à la suite d'un travail de Federley qui est arrivé à des résultats tout différents. Cet auteur a constaté au contraire que les fusions des sporidies dans l'*Ust. Tragopogonis pratensis* sont accompagnées d'une fusion nucléaire et présentent par conséquent le caractère d'une sexualité.



Fig. 50. Copulation dans *Ustilago Carbo*. 1 à 3 Germination des chlamydospores avec anastomoses entre les cellules du promycélium issu de la germination des chlamydospores et réunion des 2 noyaux dans la même cellule, formant le sporophyte à cellules binuclées ou dikaryon. 4 Anastomose entre deux sporidies formées par bourgeonnement du promycélium. 5 Germination de chlamydospores à un stade plus avancé. Dans le promycélium d'en haut, on voit, à la base, une anastomose entre deux cellules et plus haut un hyphe végétatif à deux noyaux (sporophyte) résultant du développement de deux cellules anastomosées du promycélium. En bas, un promycélium, dont les deux premières cellules sont en voie de s'anastomoser, et les deux dernières, après s'être anastomosées ont donné un hyphe binuclée. 6 Mycélium végétatif à cellules binuclées. 7 Divers stades de la formation des chlamydospores et de la fusion nucléaire (d'après Rawitscher).

En présence de ces faits, nous avons essayé dès 1910 (19) d'émettre une hypothèse qui concilierait les deux opinions contradictoires. Voici, en propres termes, ce que nous disions: „Dès lors, on pourrait se demander si la fusion des basidiospores ne représenterait pas un acte sexuel: dans la majorité des espèces, notamment celles qu'a observée

Dangeard, les noyaux s'accoleraient sans se confondre et constitueraient un synkaryon jusqu'aux chlamydospores dans lesquels s'opéreraient la fusion nucléaire et la réduction numérique des chromosomes. Dans d'autres Ustilaginées, telles que l'*U. Tragopogonis pratensis*, au contraire, la copulation nucléaire se produirait dans l'œuf formé par la réunion de deux basidiospores et la réduction dans la chlamydospore. Ainsi se trouveraient conciliées les deux opinions contradictoires de Dangeard et de Federley.

Cette hypothèse vient de recevoir tout dernièrement une remarquable confirmation par les recherches de Lutmann et Rawitscher.

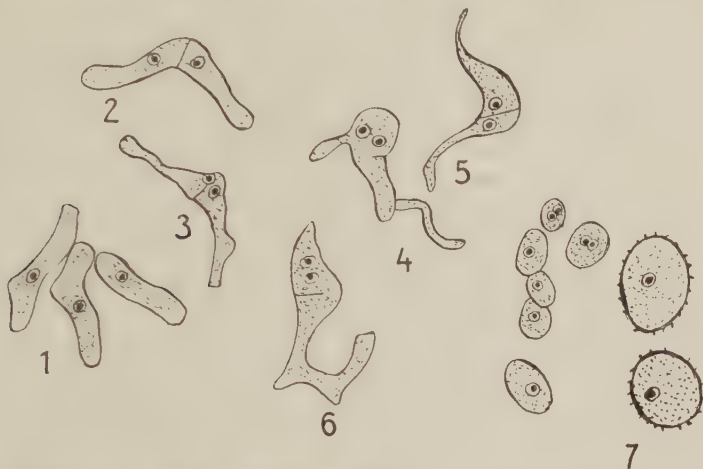


Fig. 51. Pseudogamie dans *Ustilago Maydis*. 1 Mycélium végétatif à cellules uninucléées. 3 à 6 Formation du sporophyte à cellules binucléées par résorption de la cloison transverse de deux cellules contigües du mycélium végétatif. 7 Divers stades de la formation des chlamydospores et de la fusion nucléaire (d'après Rawitscher).

Lutman a pu vérifier dans un certain nombre d'espèces (*Ust. Tragopogonis*, *Carbo* et *Maydis*) la fusion nucléaire décrite par Dangeard dans la chlamydospore. En outre, il a constaté que dans les *Ust. Hordei*, *Aseae* et *Tritici*, les cellules du mycélium qui végète dans l'hôte sont toujours binucléées, tandis que les cellules du promycélium dérivé de la chlamydospore sont uninucléées. Les cellules du promycélium ne produisent pas de sporidies, mais elles s'anastomosent deux à deux. C'est dans ces anastomoses, que les cellules binucléées prennent naissance. En effet, le noyau de l'une des cellules anastomosées s'introduit dans l'autre: là les deux noyaux s'accolent, mais sans se fusionner, puis la cellule à 2 noyaux ainsi formée donne naissance à un mycélium à cellules binucléées.

Ces résultats ont été confirmés et précisés tout récemment par Rawitscher qui a observé la formation et la germination des

chlamydospores d'un certain nombre d'espèces. Dans toutes les espèces observées (*U. Tragopogonis*, *Carbo* et *Maydis*), l'auteur a constaté que les chlamydospores adultes sont toujours uninucléées, de même que les cellules du promycélium qui résulte de leur germination. Rawitscher n'a pas pu suivre la germination des chlamydospores de l'*U. Tragopogonis*, mais a observé d'une manière très précise celle des chlamydospores des deux autres espèces. Dans l'*U. Carbo*, les cellules du promycélium donnent parfois naissance à des sporidies, mais, le plus souvent, elles s'allongent, se cloisonnent et produisent directement un mycélium. Dans le premier cas, les sporidies s'anastomosent toujours deux à deux avant de germer. Dans le second cas, ce sont les cellules du promycélium qui s'anastomosent et qui, en s'allongeant et se cloisonnant, fournissent le mycélium. Pendant ces phénomènes, le noyau de l'une des cellules anastomosées (sporidies ou cellules du promycélium) passe dans l'autre et s'accôle au noyau de cette dernière (fig. 50). Il ne se produit jamais de fusion nucléaire, mais l'association de deux noyaux (dikaryon de Maire). Ces deux noyaux se divisent par mitose conjuguée et le mycélium qui dérive de la germination des cellules anastomosées offre toujours des cellules binucléées jusqu'à la formation des chlamydospores, dans lesquels se produit la fusion des deux noyaux accolés.

Dans l'*U. Maydis*, au contraire, les cellules du promycélium produisent toujours des sporidies: celles-ci ne s'anastomosent jamais et germent isolément. Elles produisent dans l'hôte un mycélium d'abord à cellules uninucléées, qui à un certain moment deviennent binucléées. Les cellules binucléées prennent naissance par fusion de deux cellules voisines du mycélium: la cloison transverse qui les sépare se résorbe et ainsi se forme une cellule binucléée qui devient le point de départ d'un mycélium à cellules binucléées aux dépens duquel se formeront les chlamydospores dans lesquelles s'opérera la fusion des deux noyaux (fig. 51).

Ces résultats prouveraient donc que certaines Ustilaginées, telles que l'*U. Carbo*, possèdent une véritable fécondation par copulation isogamique qui se produirait entre les cellules du promycélium ou entre les sporidies. L'œuf qui résulterait de ce phénomène renfermerait deux noyaux accolés, mais non fusionnés, qui, par mitoses conjuguées, produiraient une longue lignée de cellules binucléées comprenant tout le développement végétatif du Champignon. Cette lignée de cellules binucléées représenterait le sporophyte ou diplophase. Ce sporophyte se terminerait avec la chlamydospore qui serait le siège de la fusion nucléaire et la réduction chromatique s'opérerait sans doute dans les premières mitoses qui s'effectuent dans le promycélium résultant de la germination des chlamydospores. Le gamétophyte serait donc représenté par le promycélium et les sporidies. Les autres



espèces, comme l'*U. Maydis*, auraient perdu cette sexualité, mais celle-ci serait remplacée dans le mycélium par une pseudogamie, consistant en la fusion de deux cellules voisines formant ainsi une cellule binucléée, point de départ d'une lignée de cellules binucléées aux dépens de laquelle naissent les chlamydospores. L'évolution nucléaire des Ustilaginées serait donc tout à fait homologuable à celles des Urédinées.

Il resterait à expliquer la fusion nucléaire décrite par Federley dans les sporidies de l'*U. Tragopogonis pratensis*. Peut-être cette fusion résulterait-elle d'une erreur d'interprétation et consisterait-elle en l'accolement de deux noyaux commençant la diplophase à noyaux conjugués. Il se pourrait aussi que dans la variété observée par cet auteur, il y ait bien une fusion nucléaire dans les sporidies et que la diplophase soit représentée par un seul noyau à  $2n$  chromosomes. A ce compte, la chlamydospore ne serait pas dans cette variété le siège d'une fusion nucléaire. La question se complique à la suite d'une note plus récente de Werth et Ludwigs qui ont suivi le développement de l'*U. antherarum* et n'ont pu parvenir à mettre en évidence dans cette espèce ni fusion nucléaire dans la chlamydospore, ni accolement de noyaux dans les anastomoses qui se produisent entre les sporidies.

Comme on le voit le problème reste des plus confus. Toutefois les résultats de Lutman et de Rawitscher lui donnent une orientation nouvelle et il est à souhaiter que l'étude cytologique des Ustilaginées ne tarde pas à être l'objet de nouvelles recherches.

## F. Apomixie.

La parthénogénèse et l'apogamie sont des phénomènes excessivement fréquents chez les Champignons.

A. Saprologéniées. — Il y a longtemps déjà que Bary a attiré l'attention sur la dégradation que subit la sexualité dans les Saprologéniées. Chez elles, on constate en effet l'avortement progressif et enfin la suppression complète des anthéridies. Dans certaines espèces, cette suppression n'affecte que quelques individus (*Sapr. mixta*, par exemple), tandis que dans d'autres telles que *Sapr. monilifera*, les anthéridies sont toujours absentes.<sup>1)</sup>

Davis (2) a observé l'ovogénèse dans une forme parthénogénétique de *Saprol. mixta*. Il constate que les noyaux de l'oogone se divisent par mitose à 4 chromosomes, puis dégénèrent, à l'exception de quelques-uns situés au centre des oospores qui se différencient aux dépens

<sup>1)</sup> Klebs dans d'importantes recherches a montré que l'absence d'anthéridies est sous la dépendance de la constitution chimique du milieu.

de l'oogone. Cette différenciation s'opère dans l'oogone à partir des ovocentres et l'auteur pense qu'elle est sous leur dépendance directe.

B. Mucorinées. — Van Tieghem et Le Monnier ont été les premiers à montrer l'existence fréquente de la parthénogénèse dans les Mucorinées. Les recherches récentes de Namyslowsky ont précisé cette question. D'après cet auteur, l'homothallie et l'hétérogamie des gamètes résulteraient d'une dégradation de la sexualité et aboutiraient en dernier lieu à la production d'azygospores.

C. Hémiascées. — Dans les Hémiascées, la parthénogénèse semble être la règle. La sexualité n'a été rencontrée que dans le *Dip. albidus* et les *Endogone lactiflua* et *Ludwigii*; partout ailleurs l'asque résulte d'une cellule plurinucléée, sans qu'aucun phénomène sexuel n'intervienne. C'est ce qui résulte des recherches de M<sup>lle</sup> Popta sur les asques des *Protomyces Bellidis* et *macrosporus*, de Dangeard (9) sur les asques de *Protomyces macrosporus* et *Protascus subuliformis*, de Juel (4) sur les asques de *Taphridium umbelligerarum* et *algeriense*, et de Buchholz sur ceux de *Endogone macrocarpa* et *microcarpa*. Ces auteurs ne constatent aucune fusion nucléaire dans l'asque. Il est vrai que pour Dangeard, les Hémiascées dériveraient des Chytridinées: les unes telles que *Dipodascus* auraient conservé le sporange sexuel de leurs ancêtres, tandis que les autres, les plus nombreuses, n'auraient conservé que le sporange asexué. Les asques de la plupart des Hémiascées n'auraient donc aucune origine sexuelle.

Cependant dans beaucoup d'Hémiascées (*Protomyces Bellidis*, d'après M<sup>lle</sup> Popta, *Prot. macrosporus*, d'après Dangeard, *Taphridium umbelligerarum* et *algeriense*, d'après Juel), les spores formées dans le sporange peuvent contracter des anastomoses avant de germer. M<sup>lle</sup> Popta n'a observé aucune fusion nucléaire dans ces anastomoses, mais Dangeard a vu parfois des formes anastomosées, avec un seul noyau. On pourrait donc se demander si ces anastomoses ne représenteraient pas un processus parthénogamique analogue à celui que nous avons décrit dans certaines levures. La question serait à examiner.

D. Ascomycètes inférieurs. — La parthénogénèse est également très fréquente dans les Ascomycètes inférieurs (Saccharomycétacées et Endomycétacées). Dans les Endomycétacées, on constate de nombreuses parthénogénèses dans les espèces normalement sexuées. Dans l'*E. fertilis*, nous avons montré (18) qu'il y a de très nombreux cas de parthénogénèse. Souvent deux prolongements émis par deux cellules voisines en vue de la copulation cheminent côte à côte sans s'anastomoser. L'un et l'autre se renflent et produisent séparément un asque. Parfois aussi une cellule intercalaire d'un filament, en se renflant, produit un asque parthénogénétique. Généralement, les asques parthénogénétiques se distinguent des asques dérivés

d'une copulation par leurs plus petites dimensions et par leurs ascospores dont le nombre est variable et inférieur à 8.

De même, dans l'*E. Magnusii*, nous avons constaté (18) que souvent il y a parthénogénèse.

Nous avons montré (18) que l'*E. fibuliger*, Champignon voisin de l'*E. fertilis* où nous avons décrit la copulation, est devenu entièrement parthénogénétique. Cependant les asques conservent encore des vestiges de la sexualité primitive. Parfois, ils naissent isolément par simple bourgeonnement latéral ou terminal des filaments, mais dans beaucoup

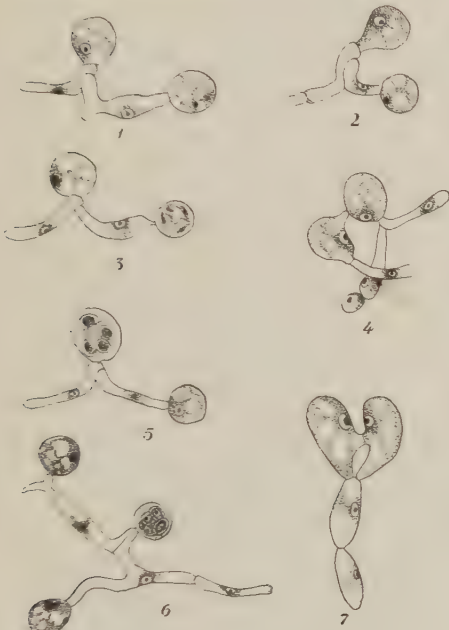


Fig. 52. Formation apomixique de l'asque dans *Endomyces fibuliger* (d'après Guilliermond).

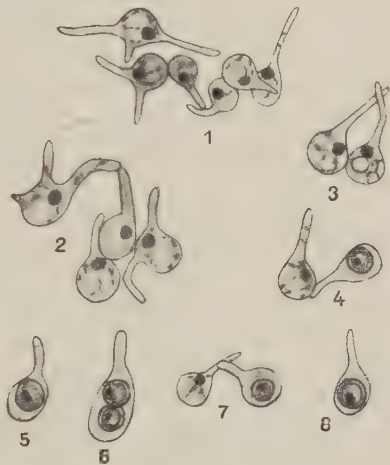


Fig. 53. Formation apomixique de l'asque dans *Torulapsora Rosei*. 1 à 3 Cellules se préparant à sporuler et formant des diverticules en vue de la copulation. 4 à 8 Cellules pourvues de diverticules et se transformant en asques sans avoir pu réussir à copuler (d'après Guilliermond).

de cas, ils se forment aux dépens d'une anastomose qui relie deux cellules voisines et par le procédé suivant: Deux articles contigus du mycélium émettent chacun une protubérance. Les deux protubérances s'anastomosent, mais la cloison qui les sépare ne se résorbe généralement pas et, en tout cas, il ne s'effectue aucun mélange entre les contenus des deux articles anastomosés. L'une des protubérances arrête son développement, l'autre s'allonge, se recourbe sur la première et donne naissance par bourgeonnement à un asque tétrasporé (fig. 52). Dans quelques cas, les deux protubérances cheminent côte à côte sans s'anastomoser et forment chacune un renflement qui devient une cellule-



mère d'asque, puis les deux cellules-mères ainsi constituées se relient l'une à l'autre par une sorte de canal de copulation dont la cloison mitoyenne ne se résorbe pas. Il arrive aussi que les extrémités d'un filament forment par cloisonnement successif une chaîne de cellules qui se renflent et se transforment en asques; souvent en ce cas, on constate aussi la production d'anastomoses reliant ces asques l'un à l'autre.

Ces anastomoses prouvent donc, que bien que toute sexualité ait disparu, les cellules destinées à former des asques et qui doivent être regardées comme des gamètes parthénogénétiques n'en conservent pas moins une certaine attraction sexuelle. D'ailleurs, quand on compare ces anastomoses avec la reproduction sexuelle de l'*E. fertilis*, on est frappé de la ressemblance qui existe entre le mode de formation de l'asque dans ces deux Champignons. Dans l'un et l'autre, deux cellules contigües produisent des protubérances qui cherchent à s'unir. Dans l'*E. fertilis*, elles réussissent généralement à former un œuf, tandis que dans l'*E. fibuliger* elles échouent constamment dans leurs tentatives.

Il n'est pas douteux que les anastomoses qui précèdent la formation des asques dans ce dernier Champignon représentent des vestiges d'une reproduction sexuelle ancestrale analogue à celle qui se produit encore dans l'*E. fertilis*, dont l'*E. fibuliger* est d'ailleurs très voisin.

E. Saccharomycétacées. — Dans les Saccharomycétacées, la sexualité s'est conservée avec de nombreux cas de parthénogénèse dans quelques formes archaïques (*Schizosaccharomyces*, *Zygosaccharomyces*, *Debaryomyces globosus*, *Guilliermondia*) pour disparaître dans les autres.

Récemment, nous (15 et 25) avons eu l'occasion de signaler de curieux exemples de parthénogénèse dans des levures nouvelles, *Schwanniomycetes occidentalis* et *Torulaspora Rosei*. Dans ces levures, les asques se développent toujours par parthénogénèse, mais ils conservent des vestiges d'attraction sexuelle. Les cellules ascogènes émettent, en effet, au moment de leur formation des sortes de protubérances ou d'éperons, au moyen desquels elles cherchent à s'anastomoser deux à deux (fig. 53). Parfois ces protubérances arrivent à se rejoindre, mais jamais la cloison mitoyenne qui sépare le canal de copulation ne se résorbe et chacune des cellules se transforme en asque parthénogénétique. Rose et Dombrowski ont signalé des phénomènes de même ordre dans d'autres espèces.

Enfin dans la plupart des levures, les asques naissent par parthénogénèse et n'offrent plus aucune trace de sexualité. Janssens et Leblanc avaient bien cru remarquer que l'asque de ces levures renfermait au début deux noyaux et que ceux-ci se fusionnaient ensuite avant les divisions nucléaires nécessaires à la formation des spores. Il y aurait donc eu dans ces levures une parthénogamie

analogue à celle des Exoascées. Mais nos recherches (6 et 9) ont établi d'une manière définitive qu'il n'en est rien. L'asque renferme dès le début un seul noyau et c'est celui-ci qui par bipartitions successives fournit directement les noyaux de ascospores. Il n'y a donc pas de karyogamie comme dans les Exoascées. Dans un certain nombre de cas, nous avons vu que la fécondation est remplacée par une parthénogamie entre les ascospores.

F. Urédinées. Les Endophyllées semblent avoir perdu leur sexualité et rentrer dans le cas de l'apomixie. Elle sont en effet dépourvues de téléutospores. On pourrait croire a priori que la fusion nucléaire existe dans les écidiospores, puisque ces dernières émettent un promycélium comme les téléutospores. Sappin-Trouffy et Maire (2) ont montré les premiers qu'il n'en est rien, et qu'aucune karyogamie ne se produit dans l'écidiospore. Toutefois, il se forme un dikaryon à la base de l'écidie. Mais tantôt l'un des noyaux de l'écidiospore disparaît par dégénérescence (Maire) (*End. Valerianae tuberosae*), tantôt le dikaryon de l'écidiospore se maintient et subit une mitose conjuguée dont les produits s'isolent dans les cellules du promycélium. (*End. Euphorbia silvaticae*), d'après Sappin-Trouffy, et (*End. Sempervivi*) d'après Maire. Il y a donc dans ce cas parthénogénèse; cependant, il subsiste encore un vestige de sexualité, puisqu'il se forme un dikaryon.

M<sup>me</sup> Moreau a signalé récemment une Urédinée indéterminée (peut-être Endophyllée) dont les écidies et les écidiospores ne renfermaient qu'un seul noyau. Ici, il n'y a donc plus de dikaryon et la parthénogénèse s'est définitivement installée.

Cependant, nous avons vu que Hoffmann a observé une variété d'*End. Sempervivi* dans laquelle la sexualité s'était conservée et où le dikaryon, formé à la base des écidiospores par copulation de deux oosphères, se terminait dans l'écidiospore par une fusion nucléaire.

G. Autobasidiomycètes. — Les Basidiomycètes offrent un exemple de parthénogénèse avec le genre *Godfrinia*.

Maire (2) a attiré l'attention sur le fait que dans l'*Hygrophorus conicus* et l'*H. ceraceus*, la baside ne renferme jamais qu'un seul noyau. Ces espèces sont donc parthénogénétiques, et Maire a proposé de créer pour elles un genre nouveau, le genre *Godfrinia*.

Fries (2) a repris récemment l'étude de *Godfrinia conica* et a confirmé entièrement les résultats de Maire. Il observe toujours un seul noyau dans la baside. Ce noyau subit une mitose et les deux noyaux-fils qui en résultent, après une période de repos, s'introduisent dans les deux basidiospores. Il n'y a donc dans cette espèce qu'une seule mitose dans la baside. Une fois dans la spore, chacun de ces noyaux subit une nouvelle mitose. Dans ces deux mitoses, on compte deux chromosomes. Ainsi tandis que dans les autres Basidiomycètes, on trouve dans les jeunes asques deux noyaux et que le noyau qui

résulte de leur fusion subit deux mitoses successives dans la baside, il n'y a dans *G. conica* qu'un seul noyau dans la baside et cette cellule n'est le siège que d'une seule mitose. Il n'y a donc pas de réduction chromatique. Aussi l'auteur admet-il comme Maire que cette espèce est apomixique.<sup>1)</sup>

Tous ces exemples montrent combien l'apomixie est fréquente chez les Champignons qui peuvent être considérés comme un groupe en voie de perdre sa sexualité.

### G. Sexualité des Ascomycètes supérieurs.

Nous placerons ici séparément l'étude de la sexualité Ascomycètes supérieurs qui est la question la plus controversée de la cytologie des Champignons et qui n'a pas encore reçu sa solution définitive.

Trois théories en effet restent en présence. L'une place la sexualité à l'origine du périthèce et admet qu'à l'origine de l'asque il se produit une fusion nucléaire de signification obscure (Harper). L'autre conteste la sexualité à l'origine du périthèce et admet que la fusion nucléaire de l'asque représente la sexualité (Dangeard). La troisième admet que la sexualité est bien à l'origine du périthèce, mais que les noyaux mâles et femelles restent accolés dans l'œuf sans se fusionner et se divisent par mitose conjuguée pendant le développement du périthèce pour ne se confondre que dans l'asque (Claussen).

Nous examinerons successivement 1<sup>o</sup> la fécondation du périthèce. 2<sup>o</sup> la fusion de l'asque, 3<sup>o</sup> l'évolution nucléaire des Ascomycètes et la théorie de Claussen.

#### I. Fécondation à l'origine du périthèce.

Nous examinerons ici tous les cas observés de sexualité à l'origine du périthèce en suivant non pas l'ordre chronologique des travaux auxquels ils ont donné lieu, mais en les groupant d'après leur mode. Ils se rattachent en effet soit à la mérogamie, soit à la gamétangie, soit à l'hologamie, soit à la parthénogamie, soit à la pseudogamie.

**Copulation.** — Les premiers exemples d'hologamie ont été

<sup>1)</sup> Citons ici un travail de Kniep, qui a observé récemment dans des cultures artificielles d'*Armillaria mellea*, au bout de deux à trois semaines, la production de basides typiquement constituées. Celles-ci apparaissaient dans les parties de la culture où le mycélium présentait l'aspect duveteux. Ces basides n'offraient dès leur origine qu'un seul noyau. Celui-ci subissait deux mitoses successives et il se formait deux basidiospores. L'auteur se demande pourquoi ces basides ne présentaient pas de karyogamie: peut-être, se formaient-elles par parthénogénèse; cependant Kniep a constaté que la première mitose était précédée d'un stade synapsis et paraissait être hétérotypique.



observés par Harper (1 et 3) dans l'*Erysiphe communis* et dans *Sphaerotheca Humuli*.

Cette dernière espèce a été l'objet d'un travail plus récent de Blackman et Fraser (1) qui vérifie entièrement les résultats de Harper. La formation du périthèce débute par la formation de deux cellules sexuelles, l'oogone et l'anthéridie, qui s'anastomosent entre elles par leurs extrémités supérieures (fig. 54). L'anthéridie déverse son contenu dans l'oogone où se produit une fusion du noyau mâle et du noyau femelle. L'oogone une fois fécondée se cloisonne en plusieurs cellules dont l'une, se développant aux dépens des autres, devient l'asque. Il est bon de noter que cette cellule-mère de l'asque possède primitivement deux noyaux qui se fusionnent au début de la formation de l'asque, mais Blackman et Fraser, pas plus que Harper, n'attribuent aucune signification sexuelle à cette fusion nucléaire. Blackman et Fraser considèrent l'ascogone tout entier (formé de plusieurs cellules dont l'une binucléée donne l'asque après fusion de ses deux noyaux) comme homologuable à un hyphé ascogène.

Harper (9) a décrit plus récemment un nouvel exemple d'hologamie dans *Phyllactinia Corylea*. Dans cette espèce, le périthèce se forme comme dans l'*Erysiphe communis* et de la manière suivante: l'ex-

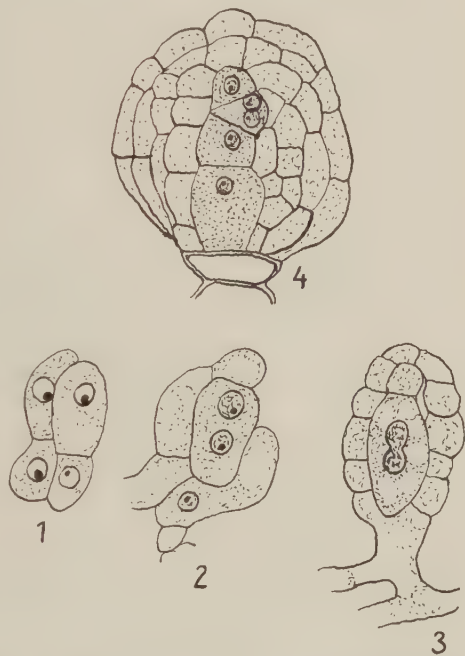


Fig. 54. Hologamie dans *Sphaerotheca Humuli*. 1 Anthéridie et oogone accolés. 2 L'anthéridie a déversé son noyau dans l'oogone qui renferme les 2 noyaux sexuels. 3 Fusion des noyaux sexuels dans l'oogone. 4 L'oogone a formé un ascogone à 4 cellules dont l'avant dernière binucléée est destinée à produire l'asque (d'après Blackman et Fraser).

trémité d'un rameau du mycélium se renfle et se délimite par une cloison basilaire en une cellule uninucléée qui devient l'oogone. L'extrémité d'un autre rameau situé au voisinage se délimite à son tour en une cellule à un seul noyau, plus petite que l'oogone, qui représente l'anthéridie (fig. 55). L'oogone et l'anthéridie s'accolent l'un à l'autre, s'enlacent, puis se soudent par leur extrémité. La cloison mitoyenne qui les sépare à cet endroit ne tarde pas à se résorber

et le contenu de l'anthéridie passe dans l'oogone. Là les deux cytoplasmes et les deux noyaux se confondent, puis l'œuf une fois formé s'allonge et subit une série de cloisonnements transversaux qui délimitent trois ou cinq cellules. Ordinairement une seule de ces cellules contribue à la formation de l'asque: c'est généralement l'avant-dernière. Celle-ci produit par bourgeonnement sur toute sa surface une série d'hyphes ascogènes dont les extrémités se renflent et fournissent des asques.

B. Mérogamie. — La formation des apothécies de Lichens a fait l'objet d'une série de recherches qui ont eu pour résultat de ressusciter la vieille théorie de Stahl et de faire considérer ces appareils de fructification comme dérivés d'une fécondation rappelant

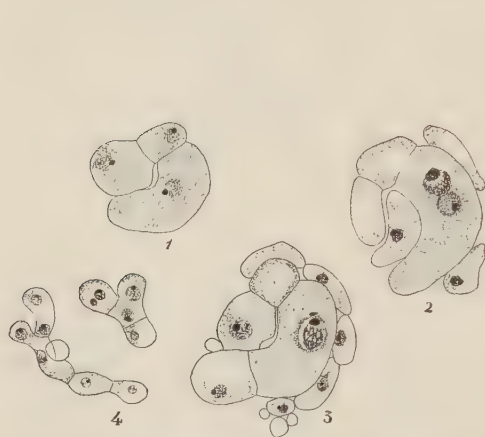


Fig. 55. Hologamie dans *Phyllactinia Corylea*. 1 Anthéridie et oogone accolés. 2 L'anthéridie a déversé son noyau dans l'oogone. 3 Début du développement du périthèce. 4 Filaments ascogènes: Les cellules binucléées sont destinées à se transformer en asques après fusion des deux noyaux (d'après Harper).



Fig. 56. Mérogamie dans *Collema crispum*. Oogone enroulé en spirale, formé de plusieurs cellules uninucléées et surmonté du trichogyne constitué également d'une file de cellules uninucléées. La dernière cellule du trichogyne est entourée de spermaties (d'après Baur).

celle des Floridiées. L'existence d'une reproduction sexuelle analogue chez les Laboulbéniciacées rend cette opinion vraisemblable.

Baur (1), reprenant les observations de Stahl sur le *Collema crispum* constate, dans plusieurs cas, la copulation des spermaties avec le trichogyne: le trichogyne comprend une longue file de cellules à un noyau, l'oogone est lui-même composé de cellules uninucléées (fig. 56). Les cloisons transversales des cellules du trichogyne et de l'oogone sont incomplètes et Baur admet que c'est par ces ouvertures que le noyau de la spermatie traverse le trichogyne pour pénétrer dans l'oogone. Il admet que la fusion du noyau mâle et du noyau femelle

s'effectue dans la première cellule de l'oogone. Les cellules suivantes seraient des cellules auxiliaires, analogues à celles des Floridées. Le noyau de l'œuf fécondé se diviserait et passerait dans chaque cellule auxiliaire, car toutes les cellules de l'oogone contribuent à la formation des hyphes ascogènes.

Baur (2, 3 et 4) et a plus récemment étendu ses recherches à d'autres Lichens tels que *Parmelia acetabulum*, *Anaptycha ciliaris*, *Pertusaria communis* et *Pyrenula nitida*.

Darbishire arrive, de son côté, à des résultats favorables à l'existence d'une fécondation à l'origine des apothécies dans *Physcia pulverulenta*. Dans cette espèce, l'archicarpe présente à sa partie inférieure, l'oogone qui comprend plusieurs cellules spiralées et uninucléées et qui est situé à l'intérieur du thalle à égale distance des deux faces externes. L'oogone est surmonté d'une sorte de filament qui traverse le thalle, au-dessus de la partie supérieure duquel il fait saillie et qui représente le trichogyne. Le processus intime de la fécondation n'a pas pu être observé par suite de la petitesse des éléments. L'oogone, une fois fécondé, les cellules grandissent, puis forment les hyphes ascogènes d'où naissent les asques.

Fünfstück tout en étant favorable à l'origine sexuelle des apothécies se montre plus réservé que Baur et Darbishire il reconnaît qu'on ne possède aucune preuve précise de l'existence d'un acte sexuel chez les Lichens.

Plus récemment, Bachmann a pu suivre la fécondation dans *Collema pulposum*: Dans cette espèce, la cellule terminale très allongée du trichogyne se met en rapport avec les spermaties; celles-ci sont attirées par le trichogyne, se fusionnent avec lui, puis il y a dissolution de parois des cellules du trichogyne. Mais l'auteur n'a fait aucune étude cytologique.

Les phénomènes de la fécondation de Laboulbéniciées sont encore peu connus. Toutefois, il semble résulter des belles recherches de Thaxter que cette fécondation se rattache à la mérogamie.

L'étude cytologique des Laboulbéniciées, qui n'avait pas encore été entreprise, a été l'objet, dans ces dernières années, d'une série de recherches de Faull (2 et 3).

Les anthéridies ont été observées dans un certain nombre de formes. Dans les genres *Zodiomyces* et *Rhynchophoromyces*, les anthéridies sont comme on le sait exogènes. Elles offrent un seul noyau. Les spermaties sont formées aux dépens de courtes branches latérales de l'anthéridie: elles sont uninucléées. Au moment de la formation d'une spermatie, le noyau anthéridial semble subir une division et l'un des noyaux-fils qui en résultent passe dans la spermatie, tandis que l'autre reste dans la cellule-mère et le phénomène se répète à chaque formation de spermaties. Les spermaties sont donc toujours



uninucléées. Dans les genres *Stigmatomyces*, *Dioichomyces*, *Amorphomyces* et *Laboulbenia*, les anthéridies sont endogènes et simples. Elles renferment un unique noyau. Lors de la formation d'une spermatie, le noyau se divise par mitose. A la télophase, le noyau-fils qui occupe l'extrémité supérieure est projeté par le fuseau achromatique à l'orifice de l'anthéridie pour former une spermatie. Le phénomène se répète à chaque formation des spermaties. Les spermaties renferment un noyau relativement grand et très peu de cytoplasme; elles ne semblent recouvertes que par une mince membrane cytoplasmique.

Enfin Faull a observé dans les anthéridies endogènes composées des genres *Dichomyces*, *Dimorphomyces* et *Enarthromyces* des phénomènes identiques.

La formation de l'oogone a été suivie dans les genres *Diachomyces*, *Amorphomyces*, *Stigmatomyces* et *Laboulbenia*. Partout, l'oogone apparaît à son origine comme un simple rameau formé d'une cellule uninucléée. Cette cellule se divise ensuite en trois cellules: l'oosphère, le trichophore et le trichogyne. Ces trois cellules sont uninucléées. Le trichogyne est parfois pluricellulaire (*Laboulbenia*). Le trichogyne se flétrit et le trichophore commence à dégénérer à la fin du développement de l'oosphère.

L'auteur a vu souvent des spermaties accolées au trichogyne, mais il n'a pas été assez heureux pour pouvoir constater la pénétration des spermaties dans le trichogyne et la fécondation. La suite du développement n'a pas été observée, mais Faull a pu constater que l'oosphère et les cellules ascogènes sont pourvues de deux noyaux. Il n'a pas vu de fusion nucléaire.<sup>1)</sup>

Nous ne possédons donc encore aucun renseignement précis sur les phénomènes intimes de la fécondation des Laboulbéniciées.

C. Gamétangie. — Le premier exemple de gamétangie a été décrit par Harper (7) dans *Pyronema confluens*. Dans ce Champignon, on observe au début des périthèces des couples de cellules qui sont des organes sexuels (fig. 57). Chacun est formé d'une grosse cellule, qui représente un organe femelle, et d'une petite cellule, plus mince et plus allongée qui est une anthéridie. Les deux cellules sexuelles renferment chacune un grand nombre de noyaux. Avant la fécondation, la cellule femelle se divise par une cloison transversale en deux cellules; la supérieure devient le trichogyne, dont le contenu ne tarde pas à dégénérer; l'inférieure, plus grande, représente l'oogone. Au moment de la fécondation, l'anthéridie

<sup>1)</sup> Signalons ici un intéressant travail de Chatton et Picard qui ont montré que dans une Laboulbéniciée, *Trenomyces histophthorus*, parmi les spores de l'asque, 2 sont mâles et les 2 autres sont femelles. La séparation des sexes se produirait donc pendant les mitoses de réduction qui s'effectuent dans l'asque.

s'anastomose avec le trichogyne par son extrémité supérieure: son protoplasme et ses noyaux se déversent dans cette cellule dont le contenu s'est résorbé, puis la cloison qui sépare le trichogyne et l'oogone se résorbe et laisse passer le contenu de l'anthéridie dans l'oogone. L'œuf produit ensuite un grand nombre d'hyphes ascogènes dans lesquels s'introduisent les noyaux fécondés.

Cette reproduction rappelle donc beaucoup celle de *Albugo Bliti*. Pour l'existence d'un trichogyne, elle se rapproche en même temps de celle des Floridiées, des Lichens et des Laboulbéniciées.

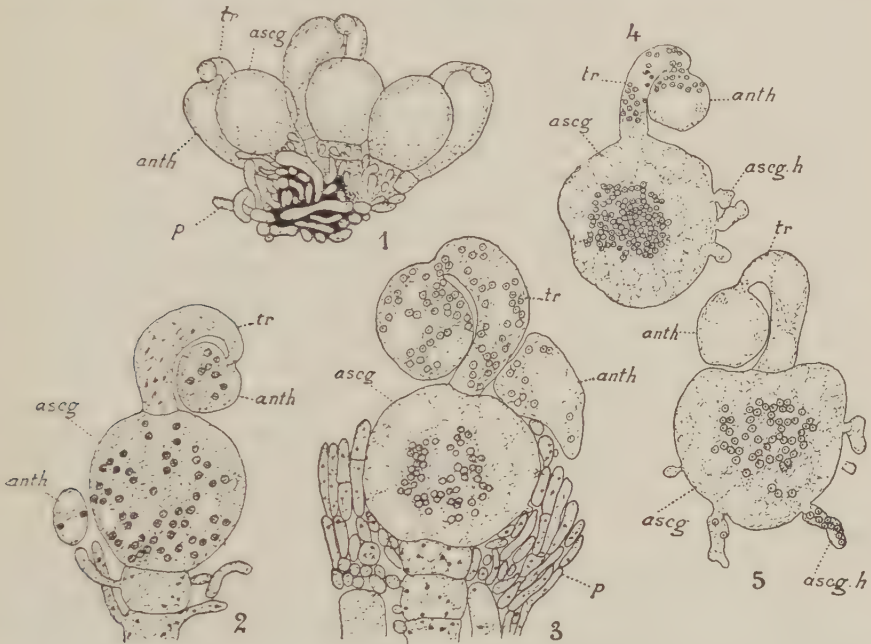


Fig. 57. Gamétangie dans *Pyronema confluens*. 1 Rosette formée par une série d'antheridies (anth) et d'oogones (ascg) accouplés; (tr) trichogyne. 2 Oogone (ascg) dont le trichogyne (tr) est accolé à l'antheridie (anth). Les noyaux du trichogyne dégénèrent. 3 Passage des noyaux de l'antheridie dans le trichogyne. 4 La cloison qui sépare le trichogyne de l'oogone s'est résorbée. 5 Les noyaux de l'antheridie contenus dans le trichogyne se sont introduits dans l'oogone où ils se sont fusionnés par paires avec ceux de l'oogone. L'oogone commence à former les hyphes ascogènes (ascg.h) dans lesquels s'introduiront les noyaux copulés (d'après Harper).

Barker (3) de son côté a décrit des phénomènes analogues dans *Monascus Barkeri*. Dans ce Champignon, les périthèces se forment de la manière suivante: La cellule terminale d'une branche latérale d'hyphe se transforme en anthéridie; immédiatement au-dessous d'elle, apparaît une branche latérale qui s'applique contre l'antheridie et en se développant arrive à lui faire prendre une direction oblique. Peu

après, cette branche latérale se délimite par une cloison et constitue l'ascogone.

L'ascogone et l'anthéridie renferment chacun un nombre considérable de noyaux: une anastomose se produit bientôt entre l'anthéridie et l'ascogone et tout le contenu de l'anthéridie passe dans l'ascogone. Ce dernier se divise alors en deux cellules dont la terminale, à contenu hyalin représente un trichogyne, et dont la subterminale, à cytoplasme très dense, est l'ascogone ou cellule centrale. Les noyaux de l'anthéridie pénètrent toujours dans l'oogone avant la formation du trichogyne et Barker présume qu'il se produit dans la cellule centrale une fusion par paire des noyaux mâles et femelles comme dans *Pyronema*, mais, par suite de la petitesse des éléments, il n'a pu suivre le processus intime de cette fusion.

Ikeno (2) confirme dans le *Monascus purpureus* les résultats obtenus par Barker dans le *M. Barkeri*, relativement à la fécondation. Il a observé l'accouplement de l'anthéridie et de l'ascogone et, bien qu'il ne soit pas parvenu à suivre le processus de la fusion de ces deux cellules, il admet néanmoins la fécondation. Ikeno décrit dans l'oogone encore jeune, de gros et de petits noyaux: les premiers résulteraient de la fusion des noyaux de l'anthéridie et de l'oogone. Dans les stades suivants, il figure une grande quantité de petits noyaux qui proviendraient de la bipartition des noyaux fécondés.

Olive (1), observe également dans *M. purpureus* la fusion de l'anthéridie et de l'ascogone, mais pour lui, le trichogyne correspond à l'oogone et la cellule centrale n'est qu'un réservoir nutritif dans lequel les hyphes ascogènes nés de l'oogone pénètrent et puisent leurs aliments.

Barker (4) a observé des phénomènes de fécondation de même ordre, dans le développement d'une Ascobolée du genre *Rhyparobius*. L'oogone est une petite cellule spiralée, et l'anthéridie une mince cellule nées aux dépens de cellules voisines. L'extrémité de l'anthéridie se met en contact avec la pointe de l'oogone et déverse son contenu dans cette dernière. L'anthéridie et l'oogone sont uninucléées, au moment de leur formation, mais deviennent multinucléées, avant la fécondation, par suite d'une série de divisions nucléaires successives. Barker admet qu'il y a fusion entre les noyaux de l'anthéridie et de l'oogone, bien qu'il n'ait pu le constater.

Miss Dale a observé une reproduction sexuelle du même type à l'origine du périthèce dans deux espèces de Gymnoascées: *G. Reesii* et *G. candidus*. Dans ces deux espèces, le périthèce provient de deux cellules multinucléées dont l'une s'enroule en spirale autour de l'autre; une communication s'établit entre les deux cellules et tout le contenu, cytoplasme et noyaux, de la cellule enroulée ou anthéridie passe



dans l'autre qui représente l'oogone, sans qu'il soit possible de démontrer l'existence de fusions nucléaires.

Claussen (1) confirme à son tour ces observations par l'étude d'une espèce nouvelle désignée par Hennings sous le nom de *Boudiera Claussenii* et considérée ensuite par Cavara comme un *Ascodesmis*, correspondant probablement de l'*Asc. nigricans*.

Dans cette espèce, les anthéridies sont un peu plus minces que les oogones et renferment de 5 à 6 noyaux. Les ascogones sont plus épais et offrent deux cellules, une petite cellule terminale, à 2 noyaux, qui correspond au trichogyne, et une cellule plus grosse, renfermant de 5 à 6 noyaux, et représentant l'oogone. Les anthéridies et les ascogones se rapprochent les uns des autres et forment une série de couples constitués chacun par une anthéridie et un ascogone qui s'enroulent en spirale l'un sur l'autre. Quand les deux branches sexuelles se sont complètement développées, on constate la production d'une perforation au point de contact des extrémités du trichogyne et l'anthéridie. Les noyaux de l'anthéridie s'introduisent avec le cytoplasme par cette ouverture dans la cellule du trichogyne (dont les noyaux ont antérieurement dégénérés), puis après perforation de la membrane du trichogyne, ils se déversent dans l'oogone où ils se fusionnent avec les noyaux femelles. Claussen a pu constater dans l'oogone fécondée de nombreux noyaux accolés par paire.

Westling a observé récemment le développement du périthèce d'un Ascomycète nouveau qu'il a découvert et auquel il donne le nom de *Byssoclamyx nivea*. L'anthéridie résulte du gonflement de l'extrémité d'un hyphé: c'est une cellule arrondie, multinucléée. L'oogone est un hyphé enroulé en spirale autour de l'anthéridie et qui est formé de courtes cellules multinucléées. L'auteur pense qu'une fécondation se produit entre l'anthéridie et l'oogone, bien qu'il n'ait pu la constater. Cependant, comme l'anthéridie peut faire défaut, il admet que la fécondation n'est pas indispensable.

D. Parthénogamie. — Fraser (1) a observé dans *Lachnea stercorea* un cas de parthénogamie. Dans cette espèce, on constate un oogone plurinucléé surmonté d'un trichogyne qui comprend 4 à 6 cellules. L'anthéridie est également plurinucléée et se fusionne avec le trichogyne, mais les noyaux de l'anthéridie ne pénètrent pas dans l'oogone. Il ne se produit pas de fécondation: celle-ci est remplacée par une fusion par paire des noyaux femelles renfermés dans l'oogone. Cette fusion nucléaire représente donc une parthénogamie venue se substituer à la copulation primitive.

Fraser et Chambers ont constaté les mêmes phénomènes dans *Aspergillus herbariorum*. L'anthéridie est multinucléée. L'oogone est surmontée d'un trichogyne uninucléé et renferme plusieurs noyaux.

L'anthéridie a perdu toute fonction et on observe dans l'oogone une fusion par paire des noyaux femelles.

Un autre exemple de parthénogamie a été observé par Blackman et Fraser (3) dans *Humaria granulata* (fig. 58). Ici, il n'existe plus d'anthéridie. La branche femelle renferme un nombre variable de cellules: celle qui occupe l'extrémité supérieure grossit plus que les autres et donne naissance aux hyphes ascogènes: elle représente donc l'oogone. Dans l'oogone, qui est toujours multinucléée, les auteurs ont observé une fusion par paire des noyaux femelles, c'est à dire une parthénogamie remplaçant la fécondation rendue impossible par l'absence d'anthéridies.

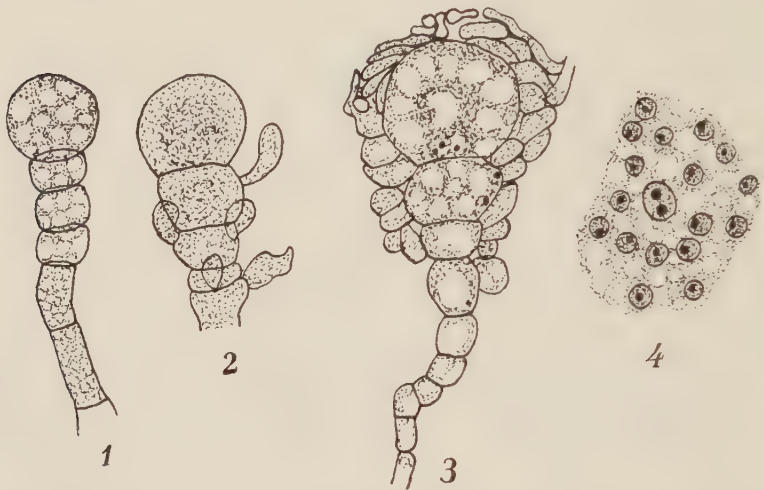


Fig. 58. Parthénogamie dans *Humaria granulata*. 1 Branche femelle surmontée de l'oogone. 2 Formation des hyphes recouvrants aux dépens des cellules de la branche femelle situées au dessous de l'oogone. 3 Oogone entouré des hyphes de recouvrement. 4 Portion de l'oogone montrant la fusion par paire des noyaux femelles (d'après Blackman et Fraser).

D'autres exemples de même ordre sont signalés par Cutting dans l'*Ascophanus carneus*, et par Miss Dale dans l'*Asp. repens*.

Dans l'*Asc. carneus*, l'anthéridie fait toujours défaut. L'oogone présente un trichogyne et un oogone proprement dit. L'oogone renferme plusieurs noyaux qui se fusionnent par paire et, la parthénogamie opérée, l'oogone donne naissance aux hyphes ascogènes (fig. 59).

Dans l'*Asp. repens*, Miss Dale (2) observe une anthéridie et un oogone multinucléées, mais l'anthéridie manque souvent et le développement de l'oogone ne s'effectue pas moins. L'auteur admet que la fécondation ne se produit plus et qu'elle se trouve remplacée par une fusion par paire des noyaux de l'oogone.

E. Pseudogamie. — Fraser (4) a observé une régression encore plus avancée de la sexualité dans *Humaria rutilans*. Ici les cellules qui servent de point de départ aux hyphes ascogènes ne se distinguent pas des autres cellules mycéliennes (fig. 60). Il n'y a donc absolument pas d'organes sexuels différenciés, mais on constate dans les cellules destinées à former le périthèce de nombreuses fusions nucléaires. Ces fusions s'effectuent généralement entre deux noyaux d'une même cellule multinucléée, mais peuvent s'opérer occasionnellement aussi entre un des noyaux de la cellule qui fournit le périthèce et un noyau provenant d'une cellule voisine ayant émigré dans la première par un pore de la membrane.

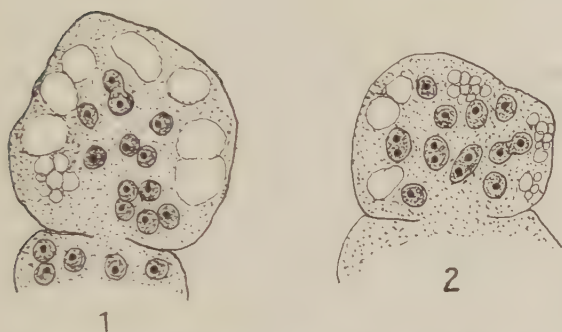


Fig. 59. Parthénogamie dans *Ascoplanus carneus*. Fusion des noyaux femelles par paires dans l'oögone (d'après Cutting).



Fig. 60. Pseudogamie dans *Humaria rutilans*. Fusion nucléaire dans les hyphes végétatifs destinés à former le périthèce (d'après Fraser).

Plus récemment Blackman et Welsford observent un autre cas de pseudogamie dans *Polystigma rubrum*. Dans cette espèce, il y a de l'origine du périthèce des ascogones et des spermogonies. La fécondation serait donc du type des Lichens, mais elle a perdu sa fonction. Les ascogones dégénèrent sans produire d'hyphes ascogènes. Les spermaties ont aussi perdu leur fonction: quelques unes montrent des signes de dégénérescence nucléaire alors qu'elles sont encore dans les spermogonies. Les hyphes ascogènes naissent près des ascogones aux dépens des hyphes végétatifs. Les auteurs croient avoir observé une fusion nucléaire (pseudogamie) dans les hyphes végétatifs qui produisent les hyphes ascogènes.

De même, Carruthers dans *Helvella crispa* montre qu'il n'y a pas d'organes sexuels, mais qu'il y a fusion des noyaux par paires dans les hyphes destinés à produire les hyphes ascogènes



## II. La fusion nucléaire à l'origine de l'asque.

Quelle que soit l'origine du périthèce, qu'il se constitue aux dépens d'un œuf résultant d'hologamie, de mérogamie ou de gamétangie ou qu'il naisse par parthénogamie ou pseudogamie, les jeunes asques sont toujours le siège d'une fusion nucléaire. Ce phénomène, que nous avons déjà décrit dans les asques d'Exoascées, est constant chez les Ascomycètes supérieurs: il a été retrouvé par Dangeard même dans les espèces telles que *Gymnoascus* et *Monascus*, dans lesquels y il avait passé inaperçu à certains auteurs (Miss Dale Barker, Ikeno et Olive). Il a été constaté dans un nombre considérable d'espèces, non seulement par Dangeard, mais par tous les auteurs qui se sont occupés de la question de la sexualité des Ascomycètes.

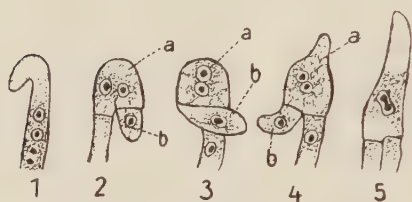


Fig. 61. Formation de l'asque dans *Pustularia vesiculosa*. 1 Extrémité d'hyphes ascogène avec, au dessus, 2 noyaux au repos et, au dessous, un noyau en mitose. 2, 3 et 4 Crochets avec une cellule bombée binucléée (a) destinée à former l'asque. 5 Les deux noyaux de la cellule binucléée se fusionnent pendant que cette dernière s'allonge en vue de sa transformation en asque (d'après Dangeard).

De la sorte, dans toutes les espèces dans lesquels le périthèce dérive d'un œuf fécondé, on constate deux fusions nucléaires, l'une qui se produit dans l'œuf résultant de la copulation de l'oogone et de l'anthéridie et l'autre qui s'opère dans l'asque. Juel et Vuillemin (3) ont désigné la première sous le nom de *fusion Harpérienne* et réservent à la seconde celui de *fusion Dangeardienne*.

Le moment est venu de résumer les connaissances acquises dans ces dernières années sur le mode de formation des asques et la fusion Dangeardienne.

A. Divers modes de la fusion Dangeardienne. — On sait que c'est à Dangeard que l'on doit la découverte de cette fusion nucléaire. L'éminent botaniste l'a décrite pour la première fois dans *Pustularia vesiculosa* et dans un certain nombre d'autres espèces en 1894.

Dans *P. vesiculosa*, et quelques autres espèces, Dangeard (2), a montré que l'asque se forme aux dépens de l'extrémité d'hyphes ascogènes recourbés en sortes de crochets (fig. 61). La cellule terminale d'un hyphes ascogène pourvue d'un unique noyau se recourbe en crochet. Le noyau subit deux mitoses successives qui fournissent à la cellule quatre noyaux. Deux cloisons se forment alors, l'une sépare la partie bombée (a) du crochet de sa pointe (b), l'autre la limite de son pédicelle. La cellule qui occupe la pointe du crochet, de même que

le pédoncule ne renferme qu'un seul noyau, tandis que la cellule de la partie bombée (*a*) se trouve pourvue de deux noyaux, et représente la cellule-mère de l'asque. Ces deux noyaux ne tardent pas à se fusionner en un seul gros noyau, qui devient le noyau de l'asque. La cellule s'allonge, beaucoup, prend la forme d'un très gros tube cylindrique et se transforme bientôt en asque. Ce processus est commun à la plupart des Ascomycètes. Il a été trouvé dans la plupart des cas où la fusion Harpérienne a été décrite, notamment dans *Pyronema confluens* (Harper), *Ascodesmis nigricans* (Claussen), *Byssochlamys nivea* (Westling), *Humaria granulata* (Blackman et Fraser) etc. et dans les Lichens (Baur, Nienburg).

Mais la formation de l'asque ne s'effectue pas toujours de cette manière. Nous avons vu que Harper a montré que dans *Sphaerotheca Humuli*, l'asque résulte de la transformation d'une des cellules de l'ascogone qui renferme deux noyaux : Cette cellule fusionne ses noyaux, grossit aux dépens des autres et se transforme en asque. Blackman et Fraser la considère comme l'homologue d'un hyphes ascogène. Mais il s'agit là d'un type de très spécial formation de l'asque.



Fig. 62. Formation de l'asque dans *Peziza Catinus* (d'après Guilliermond).

Un autre processus a été décrit par nous (12) dans *Peziza Catinus* et plus tard par Harper (9) dans *Phyllactinia Corylea*. Ici les hyphes ascogènes se terminent par deux cellules. L'une terminale renferme un seul noyau, la seconde en contient deux : celle-ci forme bientôt latéralement un petit diverticule dans lequel s'introduisent les deux noyaux et aux dépens duquel se formera l'asque après fusion des deux noyaux (fig. 55 et 62).

Enfin un autre processus a été observé par Maire (4) dans *Galactinia succosa* et *Acetabula acetabulum* et retrouvé par nous (12) dans *G. succosa*, *Peziza leucomelas*, puis par Faulstich (1) et Dangeard (10) dans plusieurs autres espèces. Dans ces espèces, les hyphes ascogènes se terminent par une file de deux ou d'un plus grand nombre (jusqu'à 4) de cellules binucléées. La cellule terminale fusionne ses noyaux et se développe en asque. Les auteurs n'ont pas constaté comment se forment ces cellules binucléées (fig. 63).

Maire a retrouvé, à l'état d'anomalie, dans *Pust. vesiculosa*, où les asques se forment normalement suivant le processus décrit par Dangeard (aux dépens de crochets), un mode particulier qui représente

une combinaison de ce dernier processus avec celui observé dans *Galactinia succosa*: les filaments ascogènes forment un crochet, mais la cellule binucléée de ce dernier, au lieu de se développer en asque, s'allonge et donne naissance par plusieurs divisions conjuguées du noyau à une file de cellules binucléées dont la dernière formera l'asque.

Tout récemment Mac Cubbin, Brown et surtout Claussen (4) ont observé d'une manière détaillée la formation de l'asque dans un certain nombre d'espèces. Claussen a montré que les asques de *Pyronema confluens* naissent toujours, comme Harper l'avait vu, au moyen de crochets, suivant le mode décrit par Dangeard. Les deux noyaux qui se trouvent dans la partie bombée du crochet peuvent se fusionner

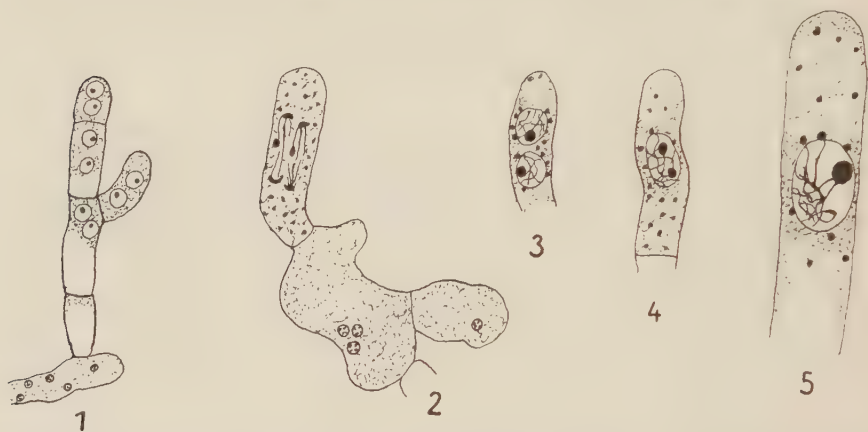


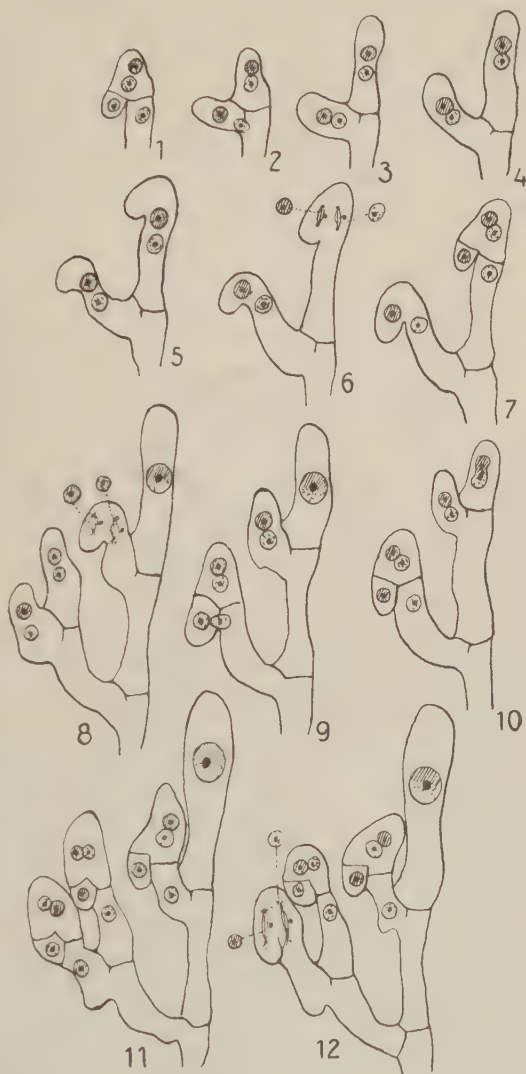
Fig. 63. Formation de l'asque dans *Galactinia succosa*. 1 Extrémité d'hyphe ascogène constituée par une file de 3 cellules binucléées dont la plus inférieure a formé un rameau latéral également binucléé. 2 Un hyphe ascogène dont la cellule terminale possède 2 noyaux en voie de mitose conjuguée. 3 Jeune asque formé aux dépens de la dernière cellule binucléée d'un hyphe ascogène: autour des 2 noyaux, on aperçoit de nombreux grains basophiles. 4 Stade ultérieur: les deux noyaux se sont fusionnés. 5 Asque à un stade ultérieur (d'après Maire).

immédiatement et la cellule se développer en asque. Mais le plus souvent le phénomène est plus compliqué et les deux noyaux, au lieu de se fusionner, se divisent par mitose conjuguée pendant qu'un nouveau crochet se forme sur le premier; le phénomène peut se répéter ainsi plusieurs fois avant la formation de l'asque (fig. 64). Enfin, Claussen a constaté que souvent la pointe du crochet s'anastomose avec le pédoncule. La paroi qui sépare les deux cellules se perfore et tantôt le noyau du pédoncule s'introduit dans la pointe, tantôt le noyau de la pointe pénètre dans le pédoncule, le premier cas étant de beaucoup le plus fréquent. Les deux noyaux qui se trouvent ainsi réunis dans la pointe ou dans le pédoncule subissent bientôt une mitose et la cellule qui les contient forme un nouveau crochet. Les phénomènes peuvent être très compliqués comme l'indiquent les schémas de la figure 64.



Mac Cubbin et Brown (3) ont observé des phénomènes analogues le premier dans *Helvella elastica*, le second dans *Leotia lubrica* et *chlorocephala* et dans *Lachnea scutellata*. Dans ces espèces, chaque hyphé

Fig. 64. Formation de l'asque dans *Pyronema confluens*. 1 Premier crochet développé à l'extrémité d'un hyphé ascogène. 2 à 4 Anastomose produite entre la pointe et le pédoncule du crochet et passage du noyau du pédoncule dans la pointe. 5 à 7 Formation de nouveaux crochets aux dépens des 2 cellules binucléées formées précédemment. 8 La cellule bombée du crochet supérieur a fusionné son noyau et formé une cellule-mère d'asque; la pointe et le pédoncule de ce même crochet se sont anastomosés et le contenu du pédoncule a passé dans la pointe où les 2 noyaux se divisent par mitose conjuguée. La cellule bombée du crochet inférieure offre encore 2 noyaux. La pointe et le pédoncule de ce crochet se sont anastomosés et le noyau du pédoncule s'est introduit dans la pointe. 10 Autres exemples analogues de formation de crochets successifs. Les noyaux mâles et femelles ont été représentés différemment: les uns ont été ponctués et les autres rayés (d'après Claussen).



ascogène forme aussi une série de crochets qui peuvent se répéter jusqu'à 6 et, dans chaque crochet, il peut se produire une anastomose entre la cellule de la pointe et celle du pédoncule, aboutissant à la formation d'un nouveau crochet.

Nous verrons plus loin l'interprétation qui a été donnée par Claussen à ces anastomoses produites entre la cellule de la pointe et celle du pédoncule des crochets.

Quelle signification doit on donc attribuer à cette seconde fusion ou fusion Dangeardienne? C'est là depuis une quinzaine d'année une des questions les plus controversées de la cytologie des Champignons et qui en dépit de nombre considérable de travaux entrepris sur la question n'a pas encore trouvée sa solution définitive.

Jusqu'à ces dernières années, deux théories sont restées en présence: celle de Dangeard et celle de Harper. Tout récemment une autre interprétation qui concilierait les deux opinions adverses a été formulée par Claussen.

Nous examinerons ici les théories de Dangeard et de Harper, en réservant l'exposition de celle de Claussen pour le moment où nous parlerons de l'évolution nucléaire des Ascomycètes.

B. Théorie de Dangeard. — Dangeard (2) admet depuis 1894 que la fusion nucléaire qu'il a découverte dans l'asque représente la seule fécondation des Ascomycètes et il s'efforce depuis de nier formellement l'existence de la fusion par Harpérienne.

En reprenant l'étude de *Sphaerotheca Humuli*, il (4) a montré depuis longtemps que les organes sexuels décrits par Harper existent effectivement, mais que l'anthéridie dégénère sur place, sans avoir déversé son contenu dans l'oogone. Aussi considère-t-il ces organes comme les vestiges d'une reproduction sexuelle ancestrale qui aurait été remplacée par la karyogamie de la cellule-mère de l'asque: ce phénomène représenterait la véritable fécondation qui se serait substituée à la fécondation ancestrale.

La karyogamie de l'asque présenterait donc tous les caractères d'une sexualité et dans ces dernières années Dangeard a trouvé un appui à sa théorie dans les récents travaux sur l'autogamie des Protozoaires. Selon lui d'ailleurs, la fusion protoplasmique serait devenue inutile par suite des nombreuses anastomoses que les Ascomycètes peuvent contracter à tous les stades de leur développement. La cellule-mère de l'asque aurait donc la valeur d'un œuf et la réduction s'opérerait au cours des mitoses successives de l'asque, c'est-à-dire à la germination de l'œuf. Dangeard admet que les modes spéciaux de formation des asques aux dépens des hyphes ascogènes (formation de crochets ou de chaînes de cellules binucléées) ont pour but de réunir dans l'asque des noyaux d'origine différente. Dans le mode de formation aux dépens de crochets, le plus fréquent, les deux noyaux qui se fusionnent sont en effet séparés par une génération: ils sont cousins-germains et cela suffit, d'après Dangeard, à assurer l'amphimixie. Il en est de même lorsque les asques résultent de la

cellule terminale d'un hyphe formé de plusieurs cellules binucléées: ici les noyaux peuvent même être séparés par plusieurs générations.

Malgré le nombre considérable de travaux parus dans ces dernières années en faveur de l'existence de la fécondation Harpérienne, Dangeard ne s'est pas déclaré vaincu et n'a cessé de s'élever avec vigueur contre la théorie de Harper et de ses partisans dans une série de notes. Il a publié en 1907 un important mémoire (10) dans lequel il décrit la sexualité d'un nombre considérable d'espèces et où il maintient énergiquement ses premières conclusions.

En reprenant l'étude du *Monascus Barkeri* et du *M. purpureus*, Dangeard montre qu'il s'établit bien une anastomose entre l'anthéridie et l'ascogone, mais que les noyaux de l'anthéridie dégénèrent sur place ainsi que ceux de trichogyne, sans qu'il y ait jamais mélange entre le contenu de l'anthéridie et celui de l'oogone. La dégénérescence du contenu de l'anthéridie commence d'ailleurs avant que la communication soit établie entre l'anthéridie et l'ascogone et celle-ci ne se produit que lorsque la séparation de l'oogone et du trichogyne est déjà effectuée.

Dangeard montre en outre que le développement ultérieur de l'ascogone s'effectue d'une manière très différente de celle qui a été indiquée par Barker et Ikeno qui n'avaient pas constaté de fusion nucléaire à l'origine de l'asque. L'ascogone se cloisonne en 2 ou 4 cellules renfermant chacune deux noyaux. Celles-ci produisent des hyphes ascogènes formés de files de cellules binucléées. Chacune de ces cellules fusionnent leurs noyaux et se transforment en asque. C'est donc cette karyogamie qui constitue la véritable fécondation.

Dangeard a repris également les observations de Harper sur le *Pyronema conflens*. Il constate que l'anthéridie communique bien avec le trichogyne, mais le cytoplasme et les noyaux de ces deux cellules dégénèrent sans avoir pénétré dans l'oogone: seulement, il existe dans la paroi qui sépare le trichogyne et l'oogone une ouverture analogue à celle qu'on observe dans beaucoup de Champignons et qui a fait admettre à Harper qu'il se produit une fusion entre l'anthéridie et l'oogone par l'intermédiaire du trichogyne (fig. 65).

De même dans l'*Ascodesmis nigricans*, dans lequel Claussen décrit une copulation, Dangeard constate des phénomènes analogues. Il observe à l'origine du périthèce deux filaments enroulés en spirale l'un sur l'autre: l'un de ces filaments présente un contenu clair; c'est l'anthéridie; l'autre renferme un protoplasme dense et représente l'ascogone. Ce dernier se différencie en deux cellules, le trichogyne et l'oogone, mais ici l'anthéridie et le trichogyne dégénèrent sans avoir même contracté aucune anastomose.

Dans l'*Erysiphe communis* où Harper décrit une copulation, de même que dans d'autres espèces du même genre (*E. Chichoracearum* et



*Martii*), Dangeard constate la présence de deux rameaux presque semblables dont l'un cependant, un peu plus petit, représente l'anthéridie, tandis que l'autre est l'ascogone. L'ascogone s'enroule en **S** et se délimite par une cloison basilaire en oogone et pédicelle. L'anthéridie s'isole également par une cloison basilaire en anthéridie proprement dite et pédicelle. L'ascogone augmente de volume, et le pédicelle forme des hyphes recouvrants. Aucune perforation ne s'établit entre l'anthéridie et l'ascogone et le noyau de l'anthéridie persiste même

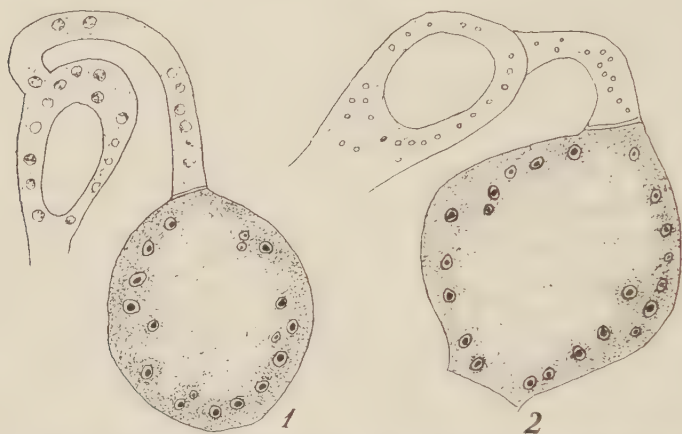


Fig. 65. Développement parthénogénétique de l'oogone dans *Pyronema confluens*.  
1 et 2 Dégénérescence des noyaux de l'anthéridie et du trichogyne  
(d'après Dangeard).

après que le périthèce s'est recouvert d'une assise de cellules. La dégénérescence est donc très tardive et il ne peut exister de fécondation. Cependant l'ascogone renferme souvent deux noyaux, l'un gros et l'autre plus petit qui résultent de la division du noyau primitif: le plus gros est sans doute un noyau qui se prépare à se diviser. L'ascogone se divise en plusieurs cellules à 2 ou 4 noyaux dont l'avant dernière, qui est toujours binucléée, donnent naissance aux hyphes ascogènes. L'extrémité de ces hyphes est formé de cellules à 2 noyaux qui se transforment en asques après fusion des 2 noyaux.

Dans l'*Ascobolus furfuraceus*, Dangeard observe un ascogone plurinucléé qui se recourbe en arc, et dont l'extrémité peut s'enrouler en un tour complet. Il n'y a pas d'anthéridie, mais deux filaments apparaissent aux dépens du rameau qui donne l'ascogone: ce sont de simples filaments recouvrants. L'ascogone donne 8 à 12 articles à 8 ou 20 noyaux. Les hyphes ascogènes se forment aux dépens de l'un des articles du sommet de l'ascogone, par le mode du crochet. Dangeard retrouve des phénomènes analogues dans l'*Asc. glaber* et *mirabilis*.

De même, dans *Rhyparobius brunneus* et *Cookei*, il n'y a pas de fécondation, contrairement à l'opinion de Barker. L'ascogone est un rameau contourné qui se segmente en un petit nombre d'articles: ceux-ci donnent des hyphes qui semblent former les asques par le procédé du crochet. Il n'existe pas d'anthéridie.

Dans une série d'autres espèces, Dangeard constate des phénomènes analogues.

Tantôt l'anthéridie s'anastomose avec l'ascogone, mais aucune fusion ne se produit entre ces deux organes, car la communication s'effectue souvent après le cloisonnement de l'ascogone, et le contenu de l'anthéridie dégénère sur place: c'est le cas par exemple de *Penicillium vermiculatum*, *Sporormia intermedia*.

Tantôt l'anthéridie ne s'anastomose jamais à l'oogone et peut même former des rameaux recouvrants, (*Ctenomyces serratus*, *Eurotium herbariorum*, *Aphanoascus cinnabarinus*), tantôt enfin il n'y a aucune trace d'anthéridie: *Sterigm. nigra*, *Asper. flavus*, *Thelobolus stercoreus*, *Sacrobolus violasceus*, *Choetomium spirale*, *Sordaria fimicola*, *Hypocopra merdaria*.

Dangeard ne conteste donc pas l'existence, dans beaucoup d'Ascomycètes, d'organes sexuels qui se développent au moment de la formation des périthèces. Mais ceux-ci ne seraient, selon lui, que des organes témoins d'une reproduction ancestrale aujourd'hui disparue. Ils ont cessé d'être fonctionnels et l'anthéridie que Dangeard désigne sous le nom de *trophogone* n'a plus qu'un rôle nutritif vis à vis de l'oogone. Les organes sexuels des Ascomycètes sont donc simplement des vestiges d'une reproduction ancestrale analogue à celle des Phycomycètes et aujourd'hui disparue. La reproduction a été reportée à un autre stade du développement, au moment de la formation des asques: elle s'effectue par un processus spécial consistant en une simple fusion nucléaire dans l'asque.

Bien que peu d'auteurs se soient rangés à l'idée de Dangeard, il n'est pas douteux qu'un assez grand nombre d'observations sont en faveur de sa théorie. C'est ainsi que Kuyper a montré que dans les *Monascus Barkeri* et *purpureus*, il n'y a jamais passage du contenu de l'anthéridie dans l'oogone. L'auteur admet l'interprétation de Dangeard et pense que la fécondation est reportée à l'origine de l'asque.

Ramlow a constaté que, dans le *Thelobolus stercoreus*, il n'existe aucune trace de processus sexuel à l'origine du périthèce. Il n'y a pas d'anthéridie et le périthèce naît aux dépens d'un oogone sans copulation et sans qu'aucun acte sexuel ne vienne compenser la copulation. Les asques se forment cependant par le processus décrit par Dangeard et après fusion nucléaire.

D'autre part, Brown (1) décrit dans une race de *Pyronema confluens* des processus qui s'écartent notablement de ceux observés par Harper. Dans les anthéridies, il constate une dégénérescence des noyaux et

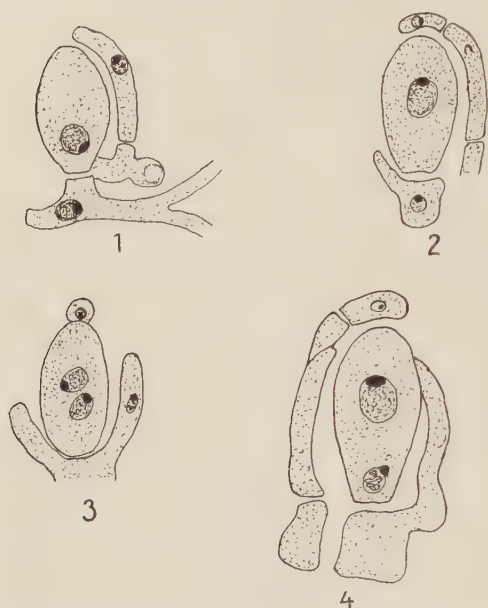


Fig. 66. Développement parthénogénétique de l'oogone dans *Sphaerotheca Humuli*. 1 Branche mâle et oogone accolés. 2 Formation de l'anthéridie aux dépens de la branche mâle. 3 Oogone à 2 noyaux résultant d'une division du noyau primitif. Au dessus se trouve l'anthéridie vue de face avec son noyau. Deux hyphes de recouvrement entourent l'oogone. 4 Oogone à 2 noyaux d'inégales dimensions; anthéridie avec son noyau et hyphes de recouvrement (d'après Winge).

montre qu'il n'y a jamais passage de ces derniers dans le trichogyne. Dans l'oogone, il n'y a aucune fusion nucléaire comparable aux parthénogamies décrites par certains auteurs dans des Ascomycètes où la fusion entre l'anthéridie et l'oogone ne s'effectue plus. La seule fusion nucléaire que l'on rencontre s'effectue entre les deux noyaux de l'asque.

Winge reprenant l'étude de *Sphaerotheca Humuli* confirme l'interprétation de Dangeard. Il montre que l'anthéridie ne déverse pas son contenu dans l'oogone (fig. 66). Seulement à un certain stade, l'oogone contient deux noyaux de dimensions différentes: l'un plus petit et l'autre plus gros, ce qui a pu induire en erreur Harper. Mais ces noyaux ne représentent pas, d'après

l'auteur, un noyau mâle et un noyau femelle, mais résulteraient d'une première division du noyau de l'oogone, dont l'un des noyaux-fils aurait acquis un développement plus considérable. D'ailleurs ce qui prouve bien que le petit noyau n'est pas le noyau de l'anthéridie, c'est qu'à ce stade, l'anthéridie n'a généralement pas encore dégénérée et qu'il n'est pas rare de la rencontrer avec son noyau. Ce n'est qu'un peu plus tard que le noyau de l'anthéridie dégénère. L'oogone forme ensuite un ascogone à trois cellules dont la médiane renferme deux noyaux et devient l'asque après fusion de ces deux noyaux.

Mac Cubbin montre que dans *Helvella elastica*, il n'y a pas d'organes sexuels. Les hyphes ascogènes naissent directement du



stroma et on ne constate qu'une seule fusion nucléaire, celle qui se produit dans le jeune asque.

Brooks a découvert dans *Gnomonia erythrostoma* des organes sexuels analogues à ceux des Lichens. Les spermogonies sont semblables à celles des Urédinées. Les spermaties possèdent les caractères, cytologiques de gamètes mâles. Les ascogones sont pourvus d'un trichogyne et ont la forme de spirales. La fusion entre le trichogyne et les spermaties ne paraît pas se produire. Les asques se forment aux dépens de crochet suivant le mode normal et après fusion nucléaire. C'est la seule fusion qu'on constate dans le développement du Champignon.

Vallory constate aussi l'absence d'anthéridies dans *Choctomium Kunzeanum* et vérifie les vues de Dangeard. Il observe d'autre part dans l'ascogone de nombreux noyaux en forme d'haltère qu'il considère comme des noyaux en voie d'amitose. Ce sont ces figures nucléaires qui, selon lui, auraient été interprétées par certains auteurs comme des fusions nucléaires (parthénogamie).

Brown (3) admet, de son côté, qu'il n'y a pas de fusion Harpérienne dans *Lachnea scutellata*.

D'autre part, Faull (2) a observé, chez *Laboulb. Gyrinidarum* et surtout chez *Laboulbenia Chaetophora*, l'absence de fécondation à l'origine du périthèce. Dans ces deux espèces, les anthéridies font totalement défaut. L'auteur a réussi à suivre tout le développement de l'organe femelle dans *L. Chaetophora*.

Le trichophore et l'oosphère sont uninucléées. Le noyau de l'oosphère se divise bientôt et une cellule se forme qui est la cellule de support ou pédicelle. Le noyau du trichophore se divise alors: la membrane séparant le trichophore de l'oosphère se résorbe et l'un des noyaux-fils du trichophore revient à sa position initiale, tandis que l'autre reste à côté le noyau de l'oosphère. Une cloison réapparaît et sépare l'oosphère du trichogyne. Les deux noyaux de l'oosphère subissent alors une division et l'oosphère se divise en 2 cellules binucléées, une cellule supérieure stérile et un ascogone. La suite du développement de l'ascogone n'a pas été suivie. Les cellules ascogènes sont binucléées et leurs noyaux se divisent simultanément pour envoyer à chaque asque deux noyaux. Ceux-ci se fusionnent ensuite dans l'asque.

Faull considère la formation des cellules binucléées suivie de la fusion des noyaux dans les jeunes asques comme un processus de fécondation réduite, comme une sorte de parthénogamie.

Quelques auteurs se sont ralliés à l'opinion de Dangeard. C'est ainsi que Lindau et N. Bernard admettent la théorie de Dangeard, mais ils considèrent la fusion Dangeardienne non comme une fécondation, mais comme un phénomène d'apomixie, analogue à

celui qu'ont décrit Farmer, Moore et Digbly dans les Cryptogames vasculaires. Les Ascomycètes auraient perdu leur fécondation dont l'anthéridie et l'oogone seraient les seuls vestiges; les périthèces se développeraient parthenogénétiquement, mais la fécondation serait remplacée par une simple fusion nucléaire à l'origine de l'asque, ce serait en somme une parthénogamie.

A. Meyer (1) admet aussi l'opinion de Dangeard. Les organes sexuels du périthèce seraient, pour lui, les vestiges d'une reproduction ancestrale analogue à celle des Floridéés. Les communications protoplasmiques dont les Ascomycètes sont abondamment pourvus et les anastomoses qu'ils peuvent contracter à tous les stades de leur développement, auraient rendues inutile la fusion cytoplasmique. Cela expliquerait que la reproduction sexuelle que leur ont légué leurs ancêtres, les Floridéés, n'existe plus qu'à l'état de vestige et ait été remplacée par une simple fusion nucléaire.

C. Théorie de Harper. — Au contraire, la majorité des Botanistes s'est montrée plus favorable à la théorie de Harper et place la fécondation à l'origine du périthèce. Quant à la fusion Dangeardienne, elle est diversement interprétée par eux. Pour Masee, elle ne serait pas un phénomène sexuel, mais un simple phénomène végétatif analogue aux fusions nucléaires constatées dans diverses cellules végétatives. Elle se retrouverait à divers stades du développement des Champignons et ne serait pas caractéristique de l'asque.

Pour Wager (2) qui admet l'interprétation de Harper, la fusion Dangeardienne constitue une sorte de deuxième fécondation qui serait spéciale aux Ascomycètes: elle aurait pour but de donner au noyau de l'asque l'énergie nécessaire pour subir les bipartitions successives qui se produisent dans l'asque pour la formation des spores. Percy Groom, qui se range à cet avis, désigne cette seconde fécondation sous le nom de deutérogamie.

Harper (8) admet que la fusion Harpérienne et la fusion Dangeardienne sont toutes deux suivies d'une réduction numérique et quantitative de la chromatine et offrent par conséquent le caractère d'une fusion sexuelle. C'est également l'avis récemment formulé par Fraser. Fraser et Welsford, Fraser et Brooks et Carruthers. Harper admet que la fusion Dangeardienne est nécessitée par les caractères très spéciaux de l'asque.

L'asque, en effet, consiste à son début en une cellule très petite: celle-ci au cours de son développement subit une augmentation de volume considérable. Son noyau doit donc suivre ce mouvement et augmenter de volume lui aussi, pour être proportionné à la cellule. Le rôle de la fusion Dangeardienne serait dans simplement de rétablir l'équilibre entre le cytoplasme et le noyau en donnant à l'asque

un noyau renfermant deux fois plus de chromatine. Originellement, elle n'aurait pas eu de signification sexuelle, bien que se rapprochant par ses caractères de la fécondation, mais au cours de l'évolution, elle aurait pu favoriser la parthénogénèse et remplacer l'acte sexuel, comme dans les Exoascées et certains Ascomycètes apomixiques.

D. Essais de conciliation. — Plusieurs essais de conciliation entre les deux théories ont été tentés. Errera et Massart considèrent les Ascomycètes comme un groupe en voie d'évolution où la sexualité s'effectuant primitivement à l'origine du périthèce tendrait à disparaître à ce stade pour être reculée et remplacée à la naissance de l'asque par la fusion Dangeardienne. Il serait possible de trouver des types de transition tels que *Pyromena confluent*, où les deux copulations existeraient simultanément dans le même individu: c'est ainsi s'expliqueraient les résultats divergents de Harper et Dangeard.

Pour Lotsy, la fusion Harpérienne donnerait un noyau diploïde réunissant sous sa membrane nucléaire, les chromosomes mâles et femelles. Dans la cellule terminale de l'hyphé ascogène, les éléments de chaque sexe s'isoleraient de nouveaux en des noyaux distincts. Chaque noyau redevient unisexué et se divise de nouveau: les 2 premières noyaux seraient d'un sexe, les 2 derniers de l'autre sexe. Parmi les noyaux contigus, la paire moyenne présente seule les éléments de sexes différents, susceptibles de se réunir de nouveau sous l'influence de l'affinité sexuelle et de recommencer la karyogamie. Il ne se forme pas de cloison entre eux et ils sont le siège de la fusion Dangeardienne qui reconstitue définitivement un noyau d'origine paternelle et un noyau d'origine maternelle dont les ascendants n'auraient été réunis au moment de la fécondation que par des liens fragiles.

### III. Evolution nucléaire des Ascomycètes. Théorie de Claussen.

L'étude précise de l'évolution nucléaire des Ascomycètes pouvait seule permettre de résoudre la question. Malheureusement cette étude est rendue très délicate par la petitesse du noyau de la plupart des Ascomycètes et de la difficulté qu'il y a à observer les mitoses des cellules végétatives et à compter le nombre des chromosomes. La question n'est pas encore entièrement résolue et nous retrouverons ici encore les mêmes contradictions que pour l'interprétation de la sexualité.

A. Mitoses de réduction. — C'est à Maire (4) que l'on doit les premières recherches sur ce sujet. On a vu que cet auteur a montré que les deux noyaux qui se fusionnent dans l'asque résultent souvent d'une lignée de cellules binucléées. Aussi Maire compare



l'évolution nucléaire des Ascomycètes à celle des Autobasidiomycètes et des Urédinées et donne la même explication que pour ces derniers des phénomènes de karyogamie qui se produisent dans l'asque.

Il y aurait donc dans les Ascomycètes comme dans les Basidiomycètes deux tronçons, une diplophase représentée par des cellules binucléées et une haplophase représentée par des cellules uninucléées. Seulement, tandis que dans les Basidiomycètes, le tronçon binucléé occupe la plus grande partie du développement, il se trouve réduit dans les Ascomycètes à sa plus simple expression, puisqu'il n'est représenté que par une lignée de 2 ou 3 cellules binucléées. Bien qu'il ne se prononce pas d'une manière catégorique, Maire serait disposé à admettre les idées de Dangeard et à considérer les organes sexuels du début du périthèce comme les vestiges d'une reproduction sexuelle ancestrale. Seulement, contrairement à l'opinion de Dangeard, il admet que, s'il existe une sexualité dans les Ascomycètes, celle-ci ne correspond pas à la fusion nucléaire de l'asque, mais à l'origine des cellules binucléées que Maire n'a pas précisée. La fusion de l'asque correspondrait simplement au début de la réduction chromatique.

Maire (4) a été le premier à démontrer que la première mitose de l'asque est hétérotypique.

Il décrit dans *Galactinia succosa*, par exemple, une première mitose précédée d'un stade synapsis qui semble témoigner d'une réduction numérique des chromosomes. A la fin du synapsis, la chromatine détache du peloton pour constituer des protochromosomes, en nombre variable, qui d'après l'auteur, correspondent aux gamosomes de Strasburger. Ceux-ci se soudent en 4 chromosomes définitifs à la plaque équatoriale, puis subissent deux scissions longitudinales qui aboutissent à la séparation de 8 chromosomes-fils.

A la seconde mitose, 8 protochromosomes correspondant aux 8 chromosomes formés à chaque pôle à l'anaphase de la mitose précédente réapparaissent au début de la prophase; mais ils se soudent bientôt à la plaque équatoriale en 4 chromosomes; ceux-ci se dédoublent de nouveau à la métaphase et les 8 chromosomes qui en résultent se répartissent entre les 2 pôles pour y former deux plaques polaires de 4 chromosomes. Dans cette seconde mitose, le partage des chromosomes ne serait donc que l'achèvement du partage commencé à l'anaphase de la première mitose.

A la troisième mitose, les chromosomes apparaissent directement au nombre de 4 à la prophase et se divisent chacun de manière à fournir 4 chromosomes-fils à chaque pôle.

Maire considère ces mitoses comme comparables aux mitoses sexuelles des Phanérogames. La première mitose serait hétérotypique, la seconde homotypique et la troisième typique.

Dans *Pust. vesiculosa*, Maire constate le même nombre de chromosomes et observe les mêmes processus, sauf que la troisième mitose est une mitose intermédiaire entre la mitose typique et la mitose homotypique: elle est précédée de la formation de 8 protochromosomes. L'auteur observe des phénomènes analogues dans plusieurs autres Ascomycètes: *Morchella esculenta* et *Rhytisma acerinum*.

Les résultats que nous avons obtenu (10, 11 et 12) sur les mitoses des asques d'un certain nombre d'Ascomycètes, notamment dans *Humaria rutilans*, *Peziza Catinus* et *Pustularia vesiculosa*, sont nettement différents de ceux de Maire.

Dans les deux premières espèces, les chromosomes sont très gros et nous ont permis de suivre dans le détail les divers processus de ces mitoses. La prophase de la première mitose débute par des stades où le peloton chromatique semble subir une fissuration longitudinale qui disparaît ensuite. Bientôt, le peloton entre en synapsis.

Dans *H. rutilans*, le peloton se resoud ensuite en 16 chromosomes en forme de **V** à branches très courtes. Ces chromosomes se placent bientôt au milieu du fuseau achromatique et y forment la plaque équatoriale (fig. 67).

A la métaphase, les 16 chromosomes subissent une division longitudinale produisant bientôt des figures en losanges qui finissent par se couper par le milieu en deux **V**, qui se dirigent chacun vers un pôle.

A la prophase de la seconde mitose, les chromosomes en **V** réapparaissent et semblent achever le premier partage commencé avant le synapsis de la première mitose: leurs deux branches paraissent simplement se séparer pour donner deux chromosomes qui vont se placer chacun à un pôle.

La troisième mitose est difficile à suivre parce que les chromosomes sont très allongés et enchevêtrés les uns dans les autres. Néanmoins les chromosomes offrent la forme de **V** à branches très allongées et semblent se diviser longitudinalement. Le nombre des chromosomes reste de 16 au cours des trois mitoses successives.

Dans *P. Catinus*, on constate le même nombre de chromosomes et les mêmes processus, mais au début de la prophase, le peloton chromatique se tronconne en 16 chromosomes qui, au lieu de prendre l'aspect de **V** comme dans *H. rutilans*, apparaissent comme des boucles en forme de **S** ou en **O**. A la plaque équatoriale, les branches de ces boucles se séparent à l'une de leur extrémité, ce qui donnent des chromosomes en **V** qui se dédoublent à la seconde mitose. Le nombre des chromosomes est de 16 dans les trois mitoses successives.

Dans *Pustularia vesiculosa*, les phénomènes paraissent les mêmes, mais le nombre de chromosomes est de 8 et non de 4 contrairement

à l'opinion de Maire. La première mitose offrent un stade synapsis beaucoup moins caractérisé que dans les espèces précédentes. Il n'y a pas les protochromosomes signalés par Maire. Les chromosomes apparaissent au nombre de 8 pendant les 3 mitoses successives, mais ils sont tellement petits que les processus de leur division ne peuvent être suivis.

Nous avons cru pouvoir conclure que les chromosomes en **V** ou **O** de la première mitose résultent de la réapparition de la fissuration commencée dans le peloton chromatique au début de la première mitose et disparue momentanément pendant la contraction de ce dernier au synapsis. Cette fissuration étant incomplète aurait donné des chromosomes doubles soudés par l'une de leurs extrémités et formant ainsi des **V**. A la métaphase les chromosomes auraient subi une seconde division longitudinale produisant des figures en losanges qui finissent par se couper par le milieu en deux **V** qui se dirigent chacun vers un pôle. A la prophase de la seconde mitose, les chromosomes en **V** auraient réapparu et achevé le premier partage commencé au synapsis de la première mitose. La division des chromosomes auraient été simplement équationnelle, mais non réductionnelle, conformément au schéma admis alors par Strasburger et Guignard.

Nos résultats confirmaient donc l'opinion de Maire sur les caractères hétérotypiques et homotypiques des deux premières mitoses, mais différaient du schéma donné par cet auteur.

Ces faits ont été confirmés par les recherches de Harper (9) (1905) qui a obtenu des résultats analogues dans *Phyllactinia Corylea*. Dans cette espèce, l'auteur est parvenu à suivre une partie de l'évolution nucléaire. Selon Harper, les deux noyaux de la cellule-mère de l'asque renferment chacun 8 filaments chromatiques rattachés au centrosome. Chacun de ces filaments représente un chromosome. Lors de la fusion des deux noyaux, les deux centrosomes se fusionnent et on constate bientôt après l'apparition d'un stade synapsis où semble s'effectuer la fusion des chromosomes deux à deux formant ainsi des chromosomes bivalents.

A un stade ultérieur, il se forme un spirème constitué de 8 filaments chromatiques destinés à donner les 8 chromosomes de la plaque équatoriale de la première mitose. Ceux-ci se dédoublent à la métaphase sans qu'on puisse voir par quel processus, pour distribuer à chaque pôle 8 chromosomes. Les deux autres mitoses ressemblent à la première et présentent également à la prophase 8 chromosomes qui se divisent chacun pour donner deux plaques polaires de 8 chromosomes. Ces divisions ne semblent différer des premières que par l'absence de ce stade synapsis.

Harper conclut que le nombre ces chromosomes reste de 8 pendant tout le développement de *Phyllactinia*.



Il admet comme nous l'avons vu qu'une copulation intervient à l'origine des périthèces. Les deux noyaux sexuels (noyau de l'anthéridie et noyau de l'oogone) renfermeraient 8 chromosomes qui, lors de la fécondation se fusionneraient pour constituer 8 chromosomes bivalents. Les deux noyaux primitifs de la cellule-mère de l'asque renfermeraient ainsi 8 chromosomes. Après la fusion Dangeardienne, le noyau secondaire de l'asque qui en résulte aurait 8 chromosomes tétravalents.

Pendant les deux premières mitoses, les 8 chromosomes tétravalents seraient réduits en 8 chromosomes bivalents. Enfin à la troisième mitose, ceux-ci seraient à leur tour dédoublés en 8 chromosomes monovalents. Le nombre gamétophytique des chromosomes serait donc le même que le nombre sporophytique.

Tout autres sont les résultats obtenus plus récemment par Fraser et ses collaborateurs qui admettent ainsi l'existence de deux fusions nucléaires, l'une à l'origine du périthèce, l'autre à l'origine de l'asque.

Fraser (2) a repris l'étude des mitoses des asques dans plusieurs espèces, notamment dans *H. rutilans* et *P. vesiculosa*, que nous avons nous-mêmes étudiées, et arrive à des résultats sensiblement différents.

L'auteur constate la présence de synapsis précédant la première mitose: ce synapsis d'après lui correspond à la réduction nécessitée par la copulation qui s'effectue à l'origine du périthèce. Fraser observe dans ce synapsis toutes les phases décrites par Farmer et Moore dans les mitoses sexuelles: fissuration longitudinale du peloton chromatique qui disparaît plus tard et formation aux dépens du peloton chromatique d'une série de boucles qui représentent l'accolement deux à deux et la soudure bout à bout des chromosomes maternels et paternels. A un stade ultérieur, le peloton entre au stade spirème et se tronconne en 16 chromosomes présentant la forme de boucles ou d'**O**. Ces 16 chromosomes sont donc des chromosomes bivalents, c'est à dire formés de l'association de deux chromosomes qui se sont accolés au stade synapsis.

La division des chromosomes de la 1<sup>re</sup> mitose consiste en la division transversale de chaque boucle, séparant ces deux branches. Elle aboutit donc à une réduction qualitative séparant les deux chromosomes associés. Les chromosomes-fils qui en résultent ont donc une constitution différente et sont monovalents. A l'anaphase, la fissuration commencée dans le peloton chromatique lors du synapsis réapparaît et les 16 chromosomes offrent la forme de **V**. A la prophase de la seconde mitose, les chromosomes en **V** réapparaissent et à la métaphase les 2 branches des **V** ne tardent pas à se séparer pour constituer aux deux pôles 16 chromosomes. Cette division qui n'est que l'achèvement de la division longitudinale commencée au début de la première mitose, produit la réduction quantitative de la chroma-

tine. Enfin, à la troisième mitose, il n'y aurait pas de partage des chromosomes. Les 16 chromosomes de la plaque équatoriale se répartiraient sans se diviser entre les deux pôles pour former dans chaque plaque polaire de l'anaphase 8 chromosomes seulement. Le nombre gamétophytique des chromosomes serait donc de 8.

Ainsi, d'après Fraser, l'évolution nucléaire de l'*H. rutilans* suivrait donc la marche suivante: Après la fusion Harpérienne, les noyaux renfermeraient 16 chromosomes. Ceux-ci persistent sans subir de réduction jusqu'à la formation de l'asque. Les deux noyaux, qui se fusionnent dans l'asque, ont donc 16 chromosomes et le noyau de l'asque en a 32. Ce n'est qu'au synapsis de la 1<sup>re</sup> mitose de l'asque que se produit la réduction des chromosomes, de sorte qu'après ce phénomène, le noyau renferme 16 chromosomes bivalents, en forme de boucles. La première mitose est hétérotypique et aboutit à une division transversale des chromosomes, séparant les 2 branches de chaque boucle, c'est à dire, les deux chromosomes constituant le chromosome bivalent. Les chromosomes-fils qui en résultent sont donc monovalents et différemment constitués. La division des chromosomes est donc réductionnelle ou qualitative. La deuxième mitose est homotypique et les 16 chromosomes fissurés au début de la prophase de la première division achèvent simplement leur division longitudinale. Enfin, à la troisième mitose, les 16 chromosomes ne se divisent pas et se dirigent simplement chacun à un des pôles pour former deux noyaux à 8 chromosomes. Cette troisième mitose aboutit donc à une seconde réduction numérique des chromosomes compensant la karyogamie des jeunes asques et celle-ci s'effectue par une simple répartition entre les 2 pôles des chromosomes de la plaque équatoriale.

Dans *P. vesiculosa*, Fraser et Welsford ont observé une évolution nucléaire analogue. Dans cette espèce, la première mitose est précédée d'un synapsis au cours duquel s'effectue une première réduction numérique des chromosomes. Ceux-ci apparaissent au nombre de 8 à la plaque équatoriale et à chaque pôle de l'anaphase. Mais à la deuxième mitose, il se forme un nouveau synapsis qui réduit les chromosomes au nombre de 4 et ceux-ci ne sont plus que de 4 dans les deux dernières mitoses. Cette seconde réduction s'effectue donc par un processus différent de celui constaté dans l'*H. rutilans*: elle s'opère dans un synapsis et dès la seconde mitose.

Les mêmes processus ont été observés dans *Otidea aurantica*, mais ici il n'y a que 4 chromosomes à la première mitose et 2 dans les suivantes.

Plus récemment, Fraser et Brooks ont obtenu des résultats analogues dans *Humaria granulata*, *Ascobolus furfuraceus* et *Lachnea stercorea*. Dans ces trois espèces, ils constatent 8 chromosomes à la première mitose et 4 à la seconde.

Enfin, Carruthers observe aussi une seconde réduction dans *Helvella crispa*. Le nombre des chromosomes est de 4 à la première et à la seconde mitose et 2 à la troisième. La seconde réduction s'effectuerait donc, selon les espèces, à la seconde ou à la troisième mitose.

Ces résultats ont été contestés récemment par nous (23), avec l'étude de *Pust. vesiculosa*, *Peziza Catinus*, *Humaria rutilans* et *Galactinia succosa*. En reprenant nos observations sur *P. vesiculosa*, où Fraser et Welsford décrivent cette seconde réduction, nous avons pu vérifier nos résultats antérieurs et constater d'une manière très précise l'existence de 8 chromosomes à la plaque équatoriale et à l'anaphase des trois mitoses successives de l'asque. Il en est de même pour *Pez. Catinus* où nous avons compté 16 chromosomes dans les trois mitoses successives. Par contre, il est difficile de compter exactement le nombre des chromosomes à la troisième mitose d'*H. rutilans*, par suite de la longueur et de l'enchevêtrement de ces derniers; toutefois, il nous a semblé à peu près certain qu'à l'anaphase, leur nombre restait bien de 16 dans cette mitose comme dans les précédentes (fig. 67). Enfin, dans *G. succosa*, où Maire avait décrit des processus spéciaux qui sembleraient concorder avec les résultats de Fraser et de ses collaborateurs (c'est à dire deux partages successifs complets des chromosomes à la première mitose, doublant le nombre des chromosomes dans les deux noyaux-fils, puis dans la seconde mitose simple répartition de ces chromosomes entre les deux pôles, réduisant ainsi leur nombre de moitié), nous avons montré que le schéma de cet auteur est inexact. Les chromosomes ne sont pas au nombre de 4 comme le soutient Maire, mais de 8, et ce nombre reste constant à l'anaphase des 3 mitoses successives (fig. 68 et 69). En outre, les protochromosomes décrits par Maire n'existent pas et les chromosomes apparaissent directement à la première mitose au nombre de 8, seulement ils sont agglomérés en une masse confuse, ce qui rend difficile leur numération.

Ces résultats très précis permettent donc de conclure d'une manière définitive que les résultats de Fraser et de ses collaborateurs sont erronés et qu'il n'existe pas de seconde réduction chez aucun Ascomycètes.

Quant au partage des chromosomes, il n'a pu être observé d'une manière précise que dans *P. Catinus* et *H. rutilans* où les chromosomes sont particulièrement gros. Les résultats que nous avons obtenus sont assez favorables avec l'interprétation donnée par Fraser et ses collaborateurs et s'accordent assez bien avec le schéma de Farmer et Moore. Toutefois nous n'avons pas cherché à approfondir cette question délicate qui nous paraît pour le moment trop théorique pour pouvoir être résolue.

Brown (1 et 2) constate, aussi de son côté l'absence d'une seconde réduction dans *Pyronema confluens* et dans *Lachnea scutellata*. Dans *Pyronema*, il observe 4 chromosomes dans les trois mitoses et dans *Lachnea* environ 5.



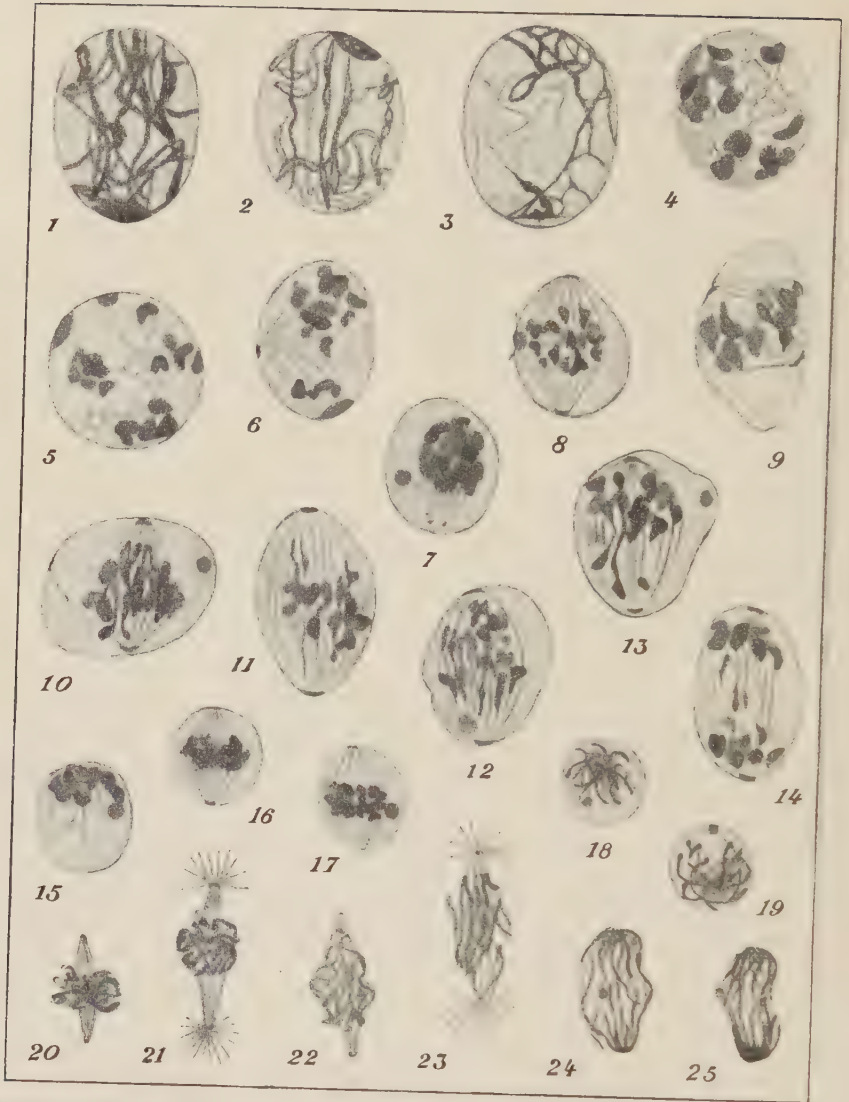


Fig. 67. Mitoses de l'asque dans *Humaria rutilans*. 1 Noyau après la fusion nucléaire. 2 Fissuration du peloton chromatique. 3 Synapsis. 4 et 5 Formation des 16 chromosomes. 6 Centrosome entouré de fibrilles achromatiques s'irradiant vers les chromosomes. 7 Le centrosome s'est divisé en 2 centrosomes-fils. 8 Plaque équatoriale. 9 à 13 Métaphase. 14 Anaphase. 15 Deuxième mitose: formation des chromosomes. 16 et 17 Id. Plaque équatoriale. 18 et 19 Troisième mitose; formation des chromosomes. 20 et 21 Id. Plaque équatoriale. 22 et 23 Id. Métaphase. 24 et 25 Anaphase (d'après Guilliermond).

B. Théorie de Claussen. — Les résultats récents de Claussen (2 et 4) et de son élève Schikorra confirment

entièrement ces données et apportent une nouvelle orientation à ce problème en conciliant les résultats divergents de Dangeard et Harper.

Dans un travail remarquable, Claussen a suivi de la manière la plus précise l'évolution nucléaire de *Pyronema confluens*, depuis le début de la formation du périthèce jusqu'à la origine de

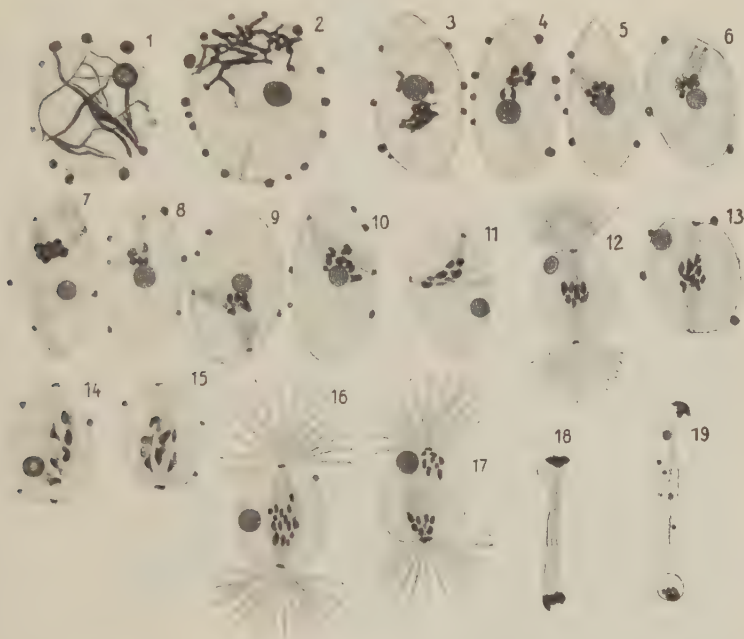


Fig. 68. Première mitose (hétérotypique) dans l'asque de *Galactinia succosa*. 1 Noyau après la fusion nucléaire. 2 Synapsis. 3 Spirème. 4 Formation des 8 chromosomes aux dépens du peloton du spirème. 5 Formation d'un faisceau de fibrilles achromatiques partant du centrosome et s'irradiant vers le milieu du noyau où se trouvent les 8 chromosomes. 6 Le centrosome s'est divisé en deux centrosomes-fils et les fibrilles forment 2 demi-fuseaux. 7 à 11 Emigration des 2 centrosomes aux deux pôles et formation du fuseau achromatique par soudure médiane des deux demi-fuseaux. 12 et 13 Plaque équatoriale. 14 à 16 Métaphase. 17 Anaphase avec 8 chromosomes à chaque pôle. 18 Télophase. 19 Les deux noyaux-fils sont formés et le fuseau achromatique est en voie de résorption. Les figures nucléaires sont entourées de grains basophiles accolés à leurs parois (d'après Guilliermond).

l'asque. Il constate qu'il se produit une fusion entre l'anthéridie et l'oogone et confirme sur ce point les résultats de Harper. Seulement, après le passage du contenu de l'anthéridie dans l'oogone, les noyaux mâles et femelles ne se fusionnent pas comme le croyait Harper: ils s'accolent simplement par paires. Ces noyaux pénètrent dans les hyphes ascogènes en restant accolés par paires, puis là se divisent par mitoses conjuguées. Les cellules des hyphes ascogènes renferment un

nombre variable de noyaux accolés par paires (fig. 70) et chaque paire est formée d'un noyau mâle et d'un noyau femelle. Les cellules terminales des rameaux de ces hyphes renferment une seule paire de noyaux et forment bientôt des crochets par le processus que nous avons décrit précédemment. La paire de noyaux, qui se trouve dans la cellule

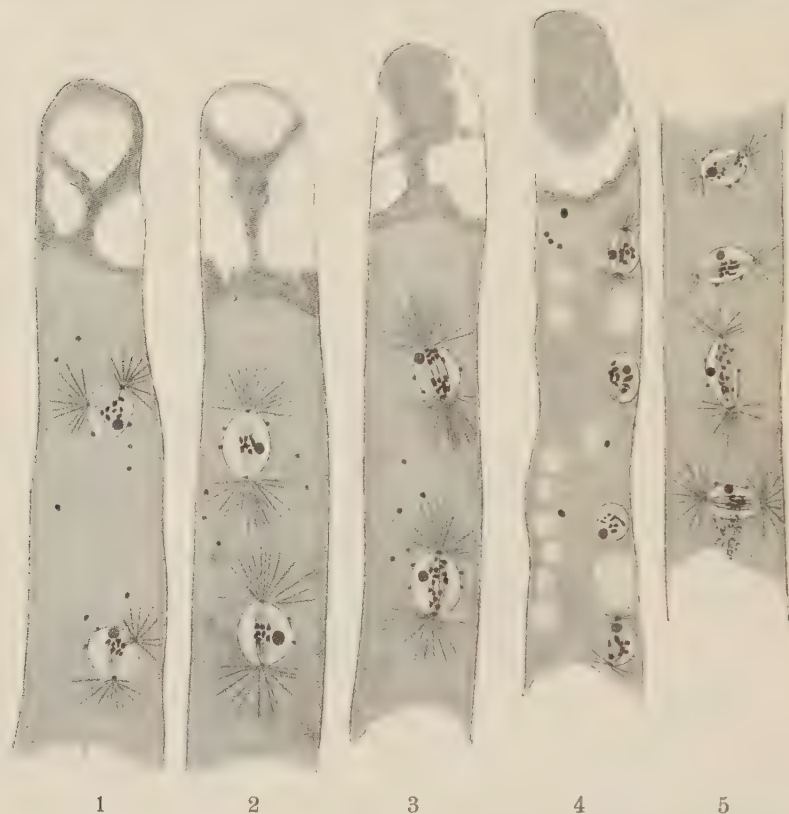


Fig. 69. Deuxièmes et troisièmes mitoses dans l'asque de *Galactinia succosa*. 1 Deuxièmes mitoses: formation du fuseau achromatique. 2 Id. Plaque équatoriale. 3 Id. Anaphase. 4 Troisièmes mitoses. Le noyau de la partie supérieure est à la plaque équatoriale; celui situé au dessous est au début de la prophase pendant la formation du fuseau achromatique: l'avant dernier est vu en coupe transversale; le dernier est à la plaque équatoriale. 5 Id. Le noyau supérieur est à l'anaphase, le noyau situé au dessous à la plaque équatoriale: l'avant dernier à la métaphase et le dernier à la plaque équatoriale (d'après Guilliermond).

terminale destinées à former le crochet, est donc constituée par un noyau mâle et un noyau femelle. Ces noyaux subissent une mitose qui s'effectue perpendiculairement au plan de courbure du crochet. Les deux paires de noyaux qui résultent de cette mitose sont par conséquent de sexe différent. La paire supérieure donnera les deux noyaux de la cellule moyenne, bombée, qui s'isole par une cloison de la pointe



et du pédoncule, tandis que la paire inférieure fournira le noyau du pédoncule et celui de la pointe (Fig. 64). La cellule moyenne a donc deux noyaux de sexe différent. Les deux autres cellules du crochet (pointe et pédoncule) renferment chacune un seul noyau n'appartenant pas au même sexe. C'est ce qui explique que l'on constate fréquemment l'anastomose de ces deux cellules et le passage du noyau de l'une dans l'autre (Mac Cubbin, Brown et Claussen). Cette anastomose réalise la réunion d'un noyau mâle et d'un noyau femelle dans une même cellule qui devient alors susceptible de produire un asque.

C'est seulement dans les jeunes asques que s'opère la fusion des deux noyaux de sexe différent qui ne s'étaient qu'accolés dans l'oogone.

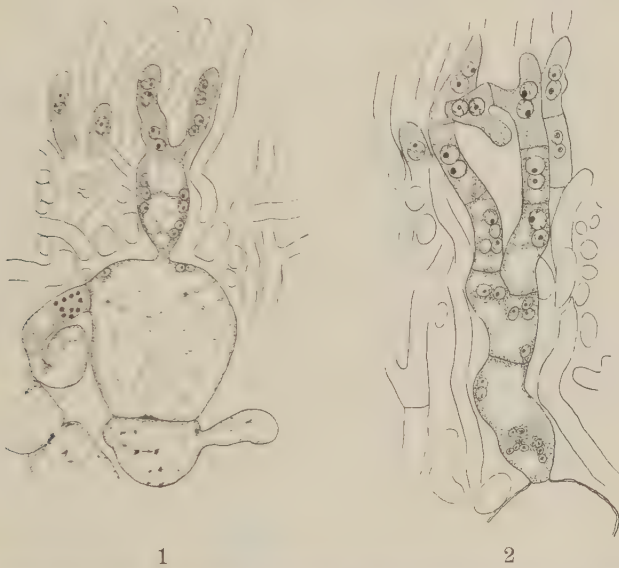


Fig. 70. Formation des hyphes ascogènes de *Pyronema confluens*. 1 Oogone surmonté d'un hyphe ascogène. 2 Hyphes ascogènes arrivés au terme de leur développement avec, à la partie supérieure, des cellules binucléées (d'après Claussen).

Elle est suivie de réduction qui se manifeste par un stade synapsis qui précède la première mitose. Il n'y a pas de seconde réduction, contrairement à l'opinion soutenue par Fraser et ses collaborateurs, puisqu'il n'y a qu'une seule fusion, et le nombre des chromosomes reste le même pendant les trois mitoses successives. Ceux-ci sont au nombre d'environ 10 ou 12.

Claussen pense que les processus qu'il a décrit dans le *Pyronema confluens* doivent exister dans les autres Ascomycètes et ainsi s'expliqueraient les divergences de vue entre Harper et Dangeard.

De son côté, Schikorra a observé des phénomènes analogues dans *M. purpureus*. Dans cet Ascomycète, le périthèce dérive d'une gamétangie analogue à celle qui a été décrite par Ikeno, mais ici

les noyaux mâles et femelles s'accolent dans l'oogone, sans se fusionner. Il se constitue ainsi une lignée de cellules binucléées qui se termine dans l'asque par la fusion Dangeardienne.

Avec les observations de Claussen et de Schikorra, toutes les obscurités qui subsistaient sur la question de la sexualité des Ascomycètes, se dissipent. Les Ascomycètes offrent une évolution nucléaire semblable à celle des Urédinées. La fécondation se produit à l'origine du périthèce. L'œuf qui en résulte est le point de départ d'un sporophyte ou lignée à  $2n$  chromosomes, et ici, comme dans les Urédinées, ce sporophyte est constitué, non pas par un noyau à  $2n$  chromosomes, mais par deux noyaux accolés (dikaryon) se divisant par mitose conjuguée jusqu'à l'asque. La fusion nucléaire qui se produit dans l'asque doit être considérée comme le début du stade de la réduction numérique des chromosomes. Les deux noyaux se fusionnent en un seul noyau à  $2n$  chromosomes; puis les chromosomes se soudent deux à deux dans un synapsis qui précède la première mitose, pour former  $n$  chromosomes bivalents, et ceux-ci à leur tour se dédoublent au cours des mitoses successives de l'asque en  $n$  chromosomes monovalents. Enfin dans le cas où aucune fécondation ne se produit à l'origine du périthèce, la formation du dikaryon remplace la fécondation et doit être considérée comme une parthénogamie. Les résultats de Claussen marquent donc une étape nouvelle dans l'histoire de cette question jusqu'ici si confuse. Ils semblent résoudre le problème. Néanmoins ces observations demanderaient à être vérifiées et étendues à d'autres espèces. Elles sont contestées par Dangeard (10), Brown (1, 2 et 3), Fraser et ses collaborateurs.

## V. Appareils fructifères.

A. Asque et Baside. — Le développement de l'asque et de la baside et la formation des ascospores et des basidiospores ont été l'objet d'un nombre considérable de travaux qui font que cette question est aujourd'hui une des mieux connues de la cytologie des Champignons.

I. Asque. —  $\alpha$ ) Formation de l'épiplasme. — Depuis les recherches de Errera, l'étude de l'épiplasme avait été négligée. Cet auteur s'était préoccupé uniquement de rechercher la présence du glycogène dans l'épiplasme et n'avait envisagé la question qu'au point de vue chimique. Aussi malgré l'importance de ses observations, il restait encore à faire l'étude cytologique de l'épiplasme. Dans une série de recherches (8 et 10), nous nous sommes attachés combler cette lacune. Nos

études ont porté spécialement sur l'*Aleuria cerea* et *Ascobolus marginatus*. Dans ces deux espèces, l'asque une fois la fusion nucléaire accomplie, renferme un cytoplasme dense et homogène qui occupe toute sa région supérieure, et un cytoplasme alvéolaire localisé dans la partie basale (fig. 71). Le noyau est situé dans le cytoplasme de la région supérieure.



Fig. 71. Formation de l'épipleme dans *Ascobolus marginatus*. 1 à 5 Jeunes asques avec formation de corpuscules métachromatiques dans les vacuoles des parties inférieures et supérieures de la cellule. 7 Asque après la 2<sup>e</sup> mitose. 8 Formation des spores. 9 à 13 Absorption des corpuscules métachromatiques par les spores. 14 Fragment de coupe transversale d'un périthèce au niveau des asques. On voit des asques avec des spores jeunes entourées des corpuscules métachromatiques et des asques adultes, à spores cutinisées, et sans corpuscules métachromatiques (d'après Guilliermond).

Un peu plus tard, lorsque l'asque a acquis à peu près sa dimension définitive, le cytoplasme de la région supérieure devient lui-même alvéolaire. A ce moment, l'asque renferme au milieu une bande étroite de cytoplasme dense et homogène, qui contient le noyau, et partout ailleurs un cytoplasme alvéolaire. Le cytoplasme médian est destiné



en grande partie à produire les ascospores, tandis que le cytoplasme alvéolaire des régions supérieures et basales formera exclusivement l'épiplasma. Ce dernier renferme de nombreux corpuscules métachromatiques qui apparaissent dans les mailles des alvéoles et qui semblent résulter de la transformation de ces dernières, car dans les asques plus âgées et dans l'épiplasma, le cytoplasme a disparu en grande partie et les corpuscules métachromatiques affectent souvent l'aspect d'un réticulum comme s'ils s'étaient substitués au réseau cytoplasmique primitif. Le noyau semble participer dans une certaine mesure à la sécrétion des corpuscules métachromatiques: souvent en effet, il se met en contact avec le cytoplasme alvéolaire de la région apicale ou de la région basale, et c'est à cet endroit que les corpuscules métachromatiques commencent à se former. Par contre, le cytoplasme alvéolaire ne renferme que très peu de glycogène et celui-ci semble naître surtout aux dépens du cytoplasme homogène qui occupe le milieu de l'asque.

A un stade plus avancé, le cytoplasme médian s'accroît et finit par occuper environ un tiers du volume de l'asque: à ce moment, l'asque renferme donc au milieu une zone épaisse de cytoplasme homogène contenant le noyau qui à ce stade a perdu tout contact avec le cytoplasme alvéolaire, tandis que ses deux pôles sont occupés par un cytoplasme alvéolaire très riche en corpuscules métachromatiques. C'est à ce stade que le noyau entre en mitose. Nous n'avons pas à revenir ici sur les processus de cette mitose que nous avons longuement décrite. Après la troisième mitose, les 8 noyaux-fils, qui en résultent, se placent par 4 le long sur les deux côtés latéraux du cytoplasme médian, et c'est là que se délimitent les 8 ascospores par le procédé que nous décrirons plus loin. Pendant ce temps, le cytoplasme médian, qui n'a pas été employé à la formation des ascospores, se vacuolise, sécrète des corpuscules métachromatiques et contribuera avec le cytoplasme alvéolaire des régions apicales et basales de l'asque à former l'épiplasma. L'épiplasma se désorganise peu à peu, la trame cytoplasmique qui délimite les alvéoles se résorbe en grande partie et l'épiplasma finit bientôt par être constitué exclusivement par des corpuscules métachromatiques et du glycogène. Les ascospores sont entourées d'un grand nombre de corpuscules métachromatiques accolés à leur membrane. D'abord très petites, elles augmentent peu à peu de volume en absorbant l'épiplasma (glycogène et corpuscules métachromatiques), puis arrivent au moment de leur maturité, à occuper tout le volume de l'asque.

Nous avons constaté des phénomènes analogues dans un grand nombre d'espèces. Toutefois, il résulte de nos recherches que l'épiplasma n'a pas toujours la même constitution. C'est ainsi que dans un certain nombre d'espèces (*Leotia lubrica*, *Hypocopra fimicola*, *Geo-*

*glossum viride*, *Ciboria echinophila* et *Otidea onotica*), ils font complètement défaut. De même, le glycogène n'est pas représenté dans *Peziza Catinus* et *Elaphomyces granulatus*. Par contre, on rencontre fréquemment des gouttelettes de graisse qui n'existaient pas dans *Al. cerea*. Ces gouttelettes apparaissent dès l'origine de l'asque dans le cytoplasme alvéolaire des régions apicales et basales et surtout dans le cytoplasme homogène de la partie médiane, au voisinage du noyau. Ces graisses sont absorbées par les ascospores comme les corpuscules métachromatiques. En général, ce sont surtout les espèces dépourvues de corpuscules métachromatiques qui renferment le plus de graisses. Cependant, ces deux produits coexistent en grande abondance dans certaines espèces.

Dans des recherches postérieures, Maire (4) a confirmé ces résultats sur d'autres espèces et en outre a montré que les divers sécrétions de l'asque (glycogène, corpuscules métachromatiques, globules de graisses) sont accompagnées des phénomènes nucléaires et cytoplasmiques se traduisant par une oxychromatisation du noyau et l'apparition dans le cytoplasme de grains basophiles (voir page 426). Ces grains sont spécialement abondants dans *Galactinia succosa* et *Morchella esculenta*. Ils sont disposés dans le cytoplasme qui occupe la région médiane de l'asque et surtout au voisinage du noyau. En outre, Maire a observé dans la partie basale de l'asque de la même espèce, la présence d'une matière voisine du latex qui semble être un excrétum.

Nous avons retrouvé (12) les grains basophiles observés par Maire: ceux-ci, très abondants dans certaines espèces comme *Galactinia succosa*, *Otidea onotica*, sont au contraire rares dans d'autres espèces tels que *Peziza Catinus* et *Pust. vesiculosa*, ou totalement absentes comme dans *Humaria rutilans*. Ils semblent disparaître en grande partie au cours des mitoses du noyau pour reparaître ensuite.

b) **Délimitation des ascospores.** — Les processus de délimitation des spores ont été décrits pour la première fois par Harper (2) dans *Peziza Stevensoniana* et retrouvés ensuite par le même auteur (2, 4 et 7) dans plusieurs autres espèces. L'éminent botaniste Américain a montré, il y a déjà longtemps, que les ascospores se délimitent par un processus tout à fait spécial. La troisième mitose de l'asque s'effectue perpendiculairement par rapport à l'axe longitudinal de l'asque, de sorte que les 8 noyaux qui en résultent se placent par rangées de 4 sur les côtés latéraux de l'asque, contre la membrane. Les noyaux sont réunis par une sorte de bec avec le centrosome entouré des radiations archoplasmiques. C'est aux dépens de ces radiations que se délimitent les ascospores. Celles-ci se rabattent comme baleines d'un parapluie et se soudent à l'extrémité opposée au centrosome.

Dès que l'enveloppe archoplasmique est venue limiter le contenu de l'ascospore, on voit qu'elle suffit à établir entre ce contenu et le plasma ambiant des différences de tensions osmotiques qui se traduisent souvent sur la préparation par des rétractions plasmolytiques de l'ascospore. Puis le prolongement du noyau se rétracte, les radiations archoplasmiques disparaissent et l'on ne voit plus dans le noyau qu'une légère saillie et, au devant d'elle, la masse archoplasmique.

Ces processus de délimitation des ascospores ont été vérifiées depuis par nous (11 et 12) dans *Aleuria cerea*, *Pustularia vesiculosa* et *Humaria rutilans*, puis par Maire (4) dans *Galactinia succosa* et un certain nombre d'autre espèces dont *Rhytisma acerinum*. Cette dernière espèce offre des ascospores filiformes. Maire a vu qu'elles se délimitent aux dépens des rayons archoplasmiques. Ce n'est qu'après cette délimitation qu'elles s'allongent et prennent un aspect vermiciforme, arrondies à leur extrémité supérieure, effilées à l'inférieure. Le noyau suit ce mouvement et prend lui-même une forme allongée.

Toutefois, ces processus de délimitation des ascospores ont été contestées par Faull (1 et 3) qui admet que les rayons astériens ne prennent pas part à la délimitation des ascospores. Selon cet auteur, la délimitation s'effectuerait aux dépens d'une zone granuleuse du cytoplasme en dehors des rayons astériens, qui persistent pendant quelques temps à l'intérieur des ascospores après leur délimitation. Brown (3) range à l'opinion de Faull avec l'étude de *Lachnea scutellata*. Mais les recherches de Overton, Sands, Fraser et ses collaborateurs et de Jolivet ont donné raison à Harper. Les observations très précises de Sands sur *Microphaera alni* et de Jolivet sur *Geoglossum glabrum* ont surtout fourni des preuves particulièrement concluantes et ne laissent aucun doute sur cette question qui peut être considérée aujourd'hui comme définitivement résolue (fig. 72).

Plus récemment, Lewis a suivi le développement de l'asque d'une Sordidariées, *Pleurago zygospora*: le noyau subit trois mitoses et les 8 noyaux qui en résultent forment chacune une spore primaire, d'abord très petite, qui s'allonge en filament, puis se divise en 2 pour produire 16 spores définitives.

Wolf a observé la formation des ascospores dans *Podospora anserina*. Cet auteur a constaté qu'après la troisième mitose de l'asque, les 8 noyaux restent accolés par paires. Les ascospores au nombre de 4, se forment aux dépens de chaque paire de noyaux. Elles renferment donc dès le début deux noyaux. Wolff n'a pas pu suivre les détails de la délimitation des ascospores; mais il pense qu'elle s'opère aux dépens des rayons archoplasmiques de l'un des deux noyaux qui contribuent à la formation de chaque ascospore, de celui qui se trouve situé à l'extrémité inférieure de l'ascospore au moment de sa délimitation.



c) Structure des ascospores. — Les ascospores sont d'après nos recherches (9 et 10) construites sur trois modèles. 1<sup>o</sup> Les unes sont constituées d'un cytoplasme médian homogène, renfermant un

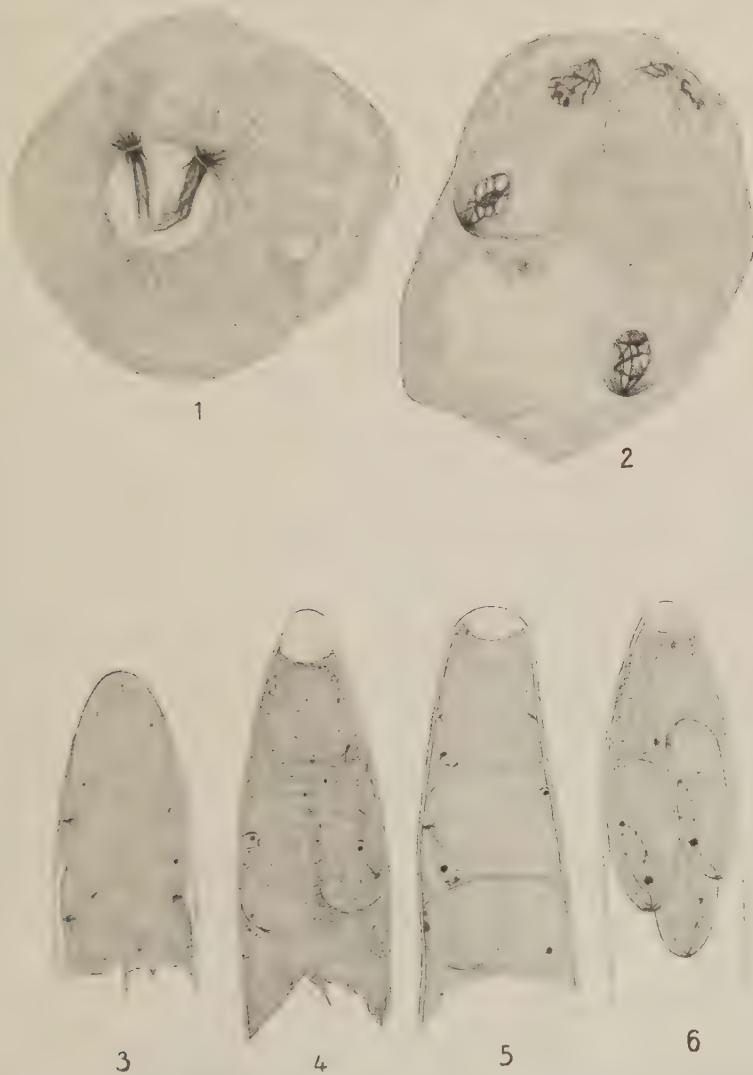


Fig. 72. 1 et 2 *Microsphaera alni*: 1<sup>e</sup> mitose. 2 Délimitation des spores par les fibrilles archoplasmiques (d'après Sands). 3 à 6 Délimitation des spores par les fibrilles achroplasmiques dans *Gleoglossum glabrum* (d'après Jolivet).

noyau plus ou moins volumineux, et d'un cytoplasme alvéolaire aux deux pôles. Ce dernier renferme souvent dans sa trame des gouttelettes d'huile et dans ses alvéoles des corpuscules métachromatiques (*Ascob.*

*marginatus* *Aleuria cerea*, *Al. olivea*, *Al. amplissima*, *Humaria rutilans*, *A. abetina*, *P. Catinus* etc.).

2° Les autres sont bâties sur le même plan, mais au lieu d'avoir un seul noyau, elles en possèdent de 2 à 4 (*P. venosa*).

3° Enfin les dernières sont formées d'une grosse vacuole médiane occupant presque toute la cellule et aux deux pôles d'une calotte cytoplasmique renfermant ordinairement deux petits noyaux. Toute la vacuole est remplie d'un énorme globule de graisses entouré parfois de corpuscules métachromatiques (*Helv. sulcata*, *H. elastica*, *Acetabula vulgaris*).

Jolivet a observé la structure des ascospores pluriloculées de *Geoglossum glabrum*. Dans cette espèce, lorsque l'ascospore a achevé sa délimitation, son noyau subit un certain nombre de mitoses et chacun des noyaux-fils est bientôt séparé par des parois transversales qui délimitent plusieurs loges uninucléées.

d) Asque des Ascomycètes inférieurs et des Hémiascées. — La cytologie de l'asque des Ascomycètes inférieurs est moins connues. Toutefois, nous avons suivi d'une manière détaillée le développement et l'asque et la formation des ascospores dans les levures (3, 6 et 20) et dans les Endomycétacées (18).

Dans les levures, les cellules destinées à sporuler se vacuolisent et prennent une structure alvéolaire: un certain nombre des alvéoles renferment du glycogène, les autres, des corpuscules métachromatiques; enfin la trame contient des gouttelettes de graisse. Les corpuscules métachromatiques sont d'abord généralement très abondants, puis ils diminuent de nombre et de dimension; en même temps, les vacuoles qui les renfermaient prennent une coloration rougeâtre avec tous les colorants qui donnaient aux corpuscules leur teinte rouge spécifique. Il se produit donc une sorte de dissolution de ces corpuscules. Au même moment, le noyau, situé au centre de la cellule et entouré d'une zone de cytoplasme très dense (plasme sporogène), se divise en deux noyaux-fils. Ceux-ci, selon les espèces, restent au milieu (*S. cerevisiae*) ou émigrent aux deux pôles de la cellule avec une portion de plasme sporogène (*S. Ludwigii*). Les divisions suivantes s'effectuent, suivant les cas, dans le plasme sporogène resté localisé au centre, ou aux deux pôles, si ce plasme s'est réparti entre les deux pôles; dans certains cas, où les ascospores sont au nombre de 8 (*Sch. octosporus*), les noyaux peuvent se répartir en des places variables. Le cytoplasme se condense autour des noyaux qui résultent des divisions successives du noyau primitif et délimitent les spores: celle-ci naissent d'abord très petites, puis elles grossissent peu à peu en absorbant le cytoplasme qui n'a pas été employé à leur formation et qui représente un épiplasme analogue à celui des Ascomycètes supérieurs. L'épiplasme est formé presque uniquement de gouttelettes de graisse, de glycogène et de corpuscules métachromatiques. Tous ces produits s'agglomèrent autour

des spores et disparaissent complètement à leur maturité, absorbés par elles (fig. 73).

En somme, l'asque des levures se forme exactement comme celui des Ascomycètes supérieurs.

Il en est de même pour l'asque des Endomycétacées où nous avons observé des phénomènes analogues. Ici les ascospores se forment, tantôt, comme dans les Ascomycètes supérieurs, aux dépens d'un plasm sporogène situé au milieu de la cellule (*End. Magnusii* et *Eremascus fertilis*), tantôt elles naissent à la périphérie de l'asque (*End. fibuliger*) ou à ses deux pôles (*End. capsularis*).

Les processus cytologiques de la formation des ascospores dans les Hémiascées sont encore peu connus. Les recherches de Juel (3) et de Dangeard (9)

ont fait connaître la formation des ascospores dans l'asque de *Dipodascus albidus*. Nous avons vu que l'asque dérive de la fusion de deux gamètes pourvus chacun d'un grand nombre de noyaux, mais que la fusion nucléaire s'opère entre deux noyaux reproducteurs. Le noyau de copulation subit un certain nombre

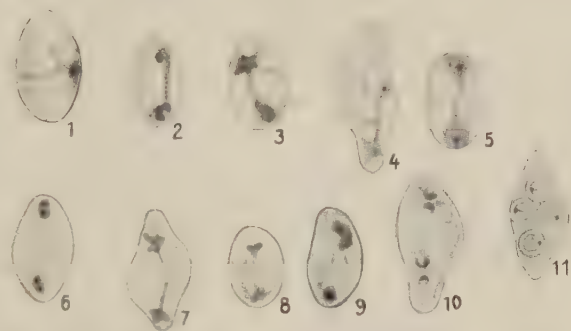


Fig. 73. Sporulation dans *Saccharomycodes Ludwigii*. 1 Début: vacuolisation du cytoplasme. 2 à 4 Le noyau s'est divisé en deux et les 2 noyaux ont émigré aux pôles, entourés chacun d'une zone de cytoplasme sporogène et reliés l'un à l'autre par un mince filet de ce même plasm. 3 à 8 La 2<sup>e</sup> division est effectuée. 10 et 11 Formation des spores. 11 Asque mûre (d'après Guilliermond).

de mitoses que Dangeard a observées. Les noyaux qui résultent de ces mitoses s'entourent de cytoplasme et se délimitent en spores. Les autres, qui sont les noyaux primitifs des gamétanges, restent dans l'épiplasme et dégèrent. Ils servent comme l'épiplasme à la nutrition des spores.

La formation de l'asque des autres Hémiascées a été l'objet d'études récentes de Popta, Dangeard et Juel.

Mlle Popta a suivi le développement de l'asque dans *Protomyces Bellidis* et *P. macrosporus*. Dans ces deux espèces, l'asque dérive, comme on le sait, de la germination d'une chlamydospore. Celle-ci se rompt et laisse échapper son contenu à l'extérieur sous forme une grosse cellule qui devient l'asque. Dans les deux espèces, l'asque renferme un grand nombre de noyaux disposés dans un cytoplasme périphérique tout le centre étant occupé par une énorme vacuole. Les spores se



forment aux dépens de la cytoplasme périphérique et renferment plusieurs noyaux. Elles sont expulsées grâce à la forte pression du suc cellulaire renfermé dans la vacuole centrale de l'asque.

On doit à Dangeard (9) une étude plus récente sur l'asque de *Prot. macrosporus* (fig. 74). Les chlamydospores naissent aux dépens d'un renflement intercalaire des hyphes renfermant au début une dizaine de noyaux, qui, par divisions répétées, deviennent très nombreux au moment de l'enkystement. La chlamydospore produit directement l'asque à son intérieur dans la variété observée par Dangeard. Au moment de la germination, la membrane la plus externe se rompt.

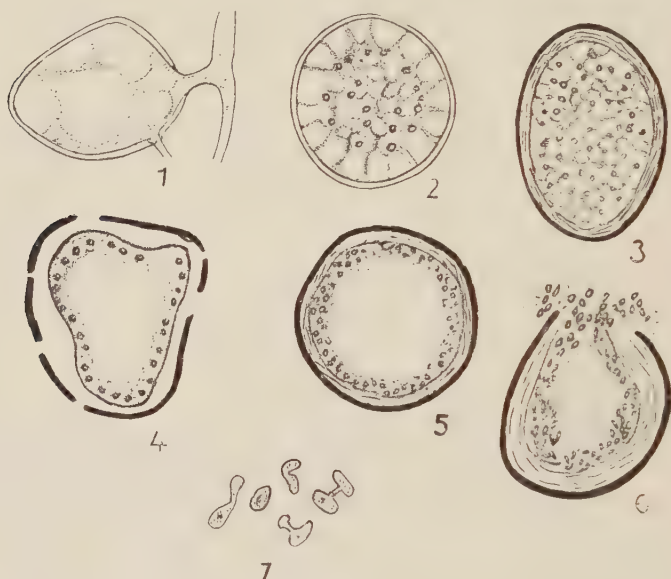


Fig. 74. Formation de l'asque dans *Protomyces macrosporus*. 1 Jeune sporange; 2 Structure réticulée du protoplasme et noyaux. 3 à 5 États plus avancés. 6 Expulsion des spores. 7 Anastomoses entre les spores (d'après Dangeard).

mais le contenu de la chlamydospore ne sort pas et forme directement un grand nombre de spores aux dépens du cytoplasme périphérique. Les spores n'offrent qu'un seul noyau, contrairement à ce qu'à observé M<sup>lle</sup> Popta. Elles s'anastomosent au moment de leur germination.

D'autre part, Juel (4) a fait l'étude cytologique de l'asque de deux espèces du genre *Taphridium*: *T. umbelligerarum* et *T. algeriense*. Dans ces deux espèces, les asques présentent dès le début de nombreux noyaux: tous ces noyaux se portent à la périphérie, tandis que la couche interne du sporange devient vacuolaire. Le cytoplasme périphérique se fragmente en autant de cellules que de noyaux et forment des protospores qui en se divisant produisent les spores définitives.

Dangeard (9) a observé aussi le développement de l'asque dans le *Protascus subuliformis*, un nouveau Champignon, qu'il a découvert dans les Anguillules et qu'il considère comme une Hémiascée. Le thalle se présente avec un seul article ou rarement deux. Il est placé dans l'axe du corps de l'Anguillule et a la forme d'une bouteille dont le col se recourbe pour perforer la paroi de l'asque. Au début de sa croissance, le Champignon a une forme ovale avec un seul noyau. Dans la suite, il s'allonge, son noyau se divise, puis le col fait son apparition et vient se fixer sur la paroi de l'Anguillule pour la perforer. Au moment de la sporulation, les noyaux se divisent activement et deviennent très nombreux (fig. 75, 1 et 2); puis le cytoplasme se condense autour des noyaux en petits cordons qui finissent par se transformer en spores. Celles-ci sont au nombre de 16 à 32 dans chaque asque. Elles sont ovales, montrant une tête, renfermant le noyau, et une sorte d'appendice (fig. 75, 3).

B. Basides. — Le développement cytologique des basides et la formation des basidiospores ont été surtout observé par Maire (2). Après la karyogamie, cet auteur constate, comme dans les asques, des phénomènes sécrétoires accusés par une oxychromatisation du noyau, puis par l'apparition dans le cytoplasme de nombreux grains basophiles. La sécrétion consiste surtout en élaboration d'une grande quantité de graisses qui sont des réserves utilisées pour la formation des basidiospores. Après la deuxième division du noyau, que nous avons

décrite précédemment, les basidiospores apparaissent et les centrosomes émigrent généralement dans l'intérieur de chaque basidiospore, reliés aux noyaux par des trainées de kinoplasme qui semblent dériver des rayons astériens (fig. 76). Les centrosomes et le kinoplasme jouent donc un rôle dans l'attraction des noyaux dans les basidiospores.

Ces résultats ont été confirmés par van Bambeke (3) dans *Hydnangium carneum* et par Fries (3) dans *Nidularia pisiformis*.

Les basidiospores sont généralement le siège d'une mitose: tantôt elles restent binucléées, tantôt une cloison transversale les sépare en deux loges uninucléées. Parfois cependant les basidiospores ne présentent pas de mitose et restent pourvues d'un seul noyau.

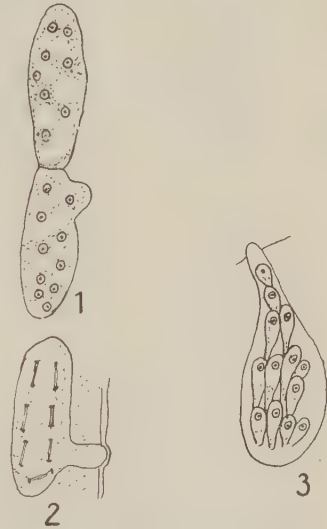


Fig. 75. *Protascus subuliformis*.  
1 Individu en voie se transformer en sporange. 2 Id. Mitoses. 3 Asque adulte (d'après Dangeard).

B. Spores et conidies des Phycomycètes. — a) Ancylistées. — On doit à Dangeard (9) une étude sur la formation des sporanges des deux Chytridiacées: *Myzocyttium vermicolum* et *Ancylistes Closterii*.

Dans *Myzocyttium*, les filaments renfermés dans l'intérieur d'une Anguillule se cloisonnent en nombre variable d'articles plurinucléés dont chacun est destiné à se transformer en sporange (fig. 77, 1). Le cytoplasme se rassemble à la périphérie, tandis que le centre est occupé par une grosse vacuole. Les zoospores se forment aux dépens du protoplasme périphérique. Elles sont uninucléées et offrent deux flagellums. Le sporange forme bientôt un col qui perfore la membrane de l'Anguillule et laisse échapper les zoospores. Celles-ci se fixent sur une Anguillule, puis produisent au voisinage de la paroi de l'hôte un petit prolonge-

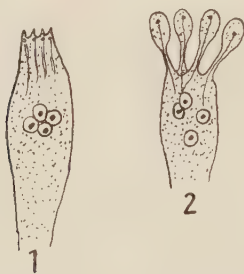


Fig. 76. Formation des spores dans la baside de *Psathyrella disseminata*. Introduction des centrosomes avec leurs fibrilles archoplasmiques dans chacun des sterigmates (d'après Maire).

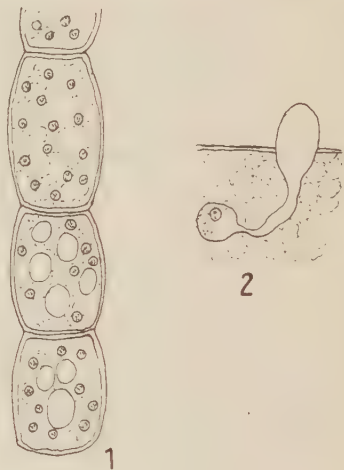


Fig. 77. Formation du gamétange de *Myzocyttium vermicolum*. 1 Chaîne de 5 cellules en voie de se transformer en gamétanges. 2 Germination d'une zoospore sur la paroi d'une Anguillule (d'après Dangeard).

ment semblable au bourgeon d'une levure, dans lequel passe tout leur contenu. Ce bourgeon développe bientôt un canal qui traverse la cuticule de l'hôte, puis forme au dessous de cette cuticule un autre bourgeon où se concentre de nouveau le contenu de la cellule (fig. 77, 2). Le renflement ainsi formé s'allonge en cordon et devient un nouvel individu.

Dans *Ancylistes Closterii*, Dangeard a observé des phénomènes très curieux: il n'y a pas de zoospores individualisées, mais seulement des énergides. L'individu dans l'intérieur de la Clostérie offre la forme d'un filament non cloisonné. Le noyau d'abord unique se divise un grand nombre de fois et le filament, par une série de cloisonnements



successifs, forme plusieurs articles: chacun de ces articles est considéré par Dangeard comme représentant un sporange dont les spores ne seraient pas individualisées. Ils renferment 8 à 10 noyaux ayant chacun la valeur d'une zoospore (fig. 78). Chaque sporange émet ensuite du côté de la surface de la Clostérie une protubérance qui perfore la paroi de l'hôte et s'allonge en un filament dans lequel passe tout le contenu du sporange. Les filaments ainsi formés rayonnent autour de la Clostérie. Lorsque l'un d'eux vient en contact avec une autre Clostérie, il se concentre autour d'elle, perfore sa membrane et s'introduit dans son intérieur, pour y reproduire un nouvel individu. L'organisme qui pénètre ainsi dans la Clostérie représente donc, selon Dangeard, une sorte de plasmode, réunion de plusieurs zoospores.

d) Saprologéniées. — Les processus cytologiques de la formation du sporange ont été décrits par Hartog (2) dans *Achlya americana*: les noyaux, après avoir subi une mitose dans le mycélium, passent en grand nombre dans le sporange. Là, ils ne se divisent plus. Le sporange est donc multinucléé dès son origine. Miyake constate les mêmes processus dans *Pythium de Baryanum*.

e) Péronosporées. — L'étude cytologique des conidies des Péronosporées est connue depuis les recherches de Wager, Dangeard et de Rosen, etc. qui ont montré qu'elles possèdent dès l'origine plusieurs noyaux. Nous ne parlerons ici que d'un, note plus récente le Dangeard (7): Cet auteur a observé dans les conidies des *Cystopus Tragopogonis* des détails cytologiques qui méritent d'être décrits ici par l'intérêt général qu'ils présentent. Les jeunes conidies renferment plusieurs noyaux, un cytoplasme d'abord vacuolaire, puis granuleux. Plus tard, quand la conidie est sur le point de germer, elle présente une zone externe d'ectoplasme. Les noyaux se disposent alors à la périphérie de la conidie; ils offrent un aspect piriforme. Ils sont munis d'une sorte de bec qui communique avec l'ectoplasme (fig. 79). Dangeard rapproche cette particularité des phénomènes décrits par Strasburger dans les zoospores de *Vaucheria* où tous les noyaux



Fig. 78. Sporangie d'*Anchylistes Closterii* après la première bipartition des noyaux (d'après Dangeard).



Fig. 79. Conidie de *Cystopus Tragopogonis* (d'après Dangeard).

communiquent avec l'ectoplasme par un bec et donne insertion par ce bec à deux flagellums. Il pense que la disposition en bec que prennent les noyaux dans les conidies de *Cystopus* est ainsi en rapport avec la formation des flagellums des zoospores qui naissent à la germination de la conidie.

f) *Entomophthorées*. — La formation des conidies des *Entomophthorées* a été l'objet d'études récentes de Cavara, Gallaud et surtout de Olive. Cavara a montré que les conidies du genre

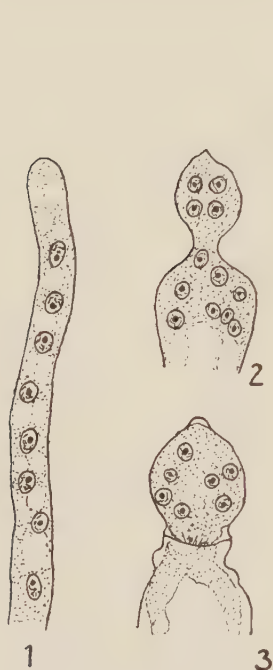


Fig. 80. *Empusa Muscae*.  
1 Filament mycélien. 2 et 3  
Formation d'une conidie  
(d'après Olive).



Fig. 81. Formation des spores dans le  
sporangie de *Sporodinia grandis*. 1 Déli-  
mitation de spores par évaginations des  
vacuoles. 2 Spores délimitées  
(d'après Harper).

*Entomophthora* sont tantôt uninucléées, tantôt plurinucléées. Dans le genre *Delacroixia*, Gallaud (2) a observé des conidies plurinucléées. Dans le genre *Empusa*, Olive (2 et 3) montre que les conidiophores offrent toujours plusieurs noyaux; quant aux conidies, tantôt elles ont plusieurs noyaux (fig. 80), tantôt elles n'en renferment qu'un seul. C'est le cas des conidies d'*E. Americana*, *sciarae*, *Aphidis* et *Culicis*. Dans l'*E. sciarae*, le nombre des noyaux peut aller jusqu'à 18. Dans *E. Culicis* Olive trouve 2 à 3 noyaux dans les conidiophores et autant dans les conidies. Cependant celles-ci peuvent ne contenir

qu'un seul noyau, lorsqu'il se forme plusieurs conidies sur un même conidiophore.

g) Mucorinées. — On doit à Harper (17) une intéressante étude sur la formation des spores dans le sporange des Mucorinées. La délimitation des spores s'opère, selon cet auteur, aux dépens des vacuoles, par une série d'évaginations qui, en se soudant, finissent par constituer des cercles complets, divisant le cytoplasme en un grand nombre de petites boucles multinucléées qui deviennent des spores (fig. 81). Tout le cytoplasme est donc employé à la formation des spores et il ne peut exister d'épiplasma. La formation des spores s'effectue donc ici par un mode très différent de celui qu'on constate dans les asques.

C. Conidies des Ascomycètes et Basidiomycètes. — Les recherches de Guégen, Dangeard et Fraser et Chambers ont fait connaître d'un manière très précise les processus cytologiques de la formation des têtes fructifères et des conidies des genres *Penicillium*, *Aspergillus*, *Eurotium* et *Sterigmatocystis*.

Dans *Pen. glaucum*, les conidiophores renferment, selon Guégen (1), des articles plurinucléés. Les stérigmates se développent comme un bourgeon dans lequel s'engage un seul de ces noyaux. Celui-ci, une fois introduit dans le stérigmate se divise en deux noyaux-fils; l'un se place à la partie inférieure du stérigmate, l'autre dans la région supérieure, ce dernier émigre dans la conidie qui est uninucléée. Pendant ce temps, le noyau inférieur du stérigmate se divise une seconde fois en vue de la formation d'une seconde conidie. Le phénomène se répète ainsi pendant la durée de la formation des chaînes conidiennes.

Dangeard (10) décrit des phénomènes analogues dans *Pen. crustaceum*. Seulement ici le nombre des noyaux se réduit à l'unité dans les rameaux fructifères: Les cellules des branches qui se forment les pinceaux n'ont qu'un seul noyau situé au centre (fig. 81, 1), qui se divise au moment de la formation de chaque conidie.

Dans les *Aspergillus flavus*, *fumigatus* et *clavatus*, les pédicelles des conidiophores possèdent, d'après Dangeard, de très nombreux noyaux, tandis que les stérigmates n'en ont qu'un seul. Les stérigmates se renflent à leur sommet en une petite sphère pendant que leur noyau se divise; l'un des noyaux ainsi formés passe dans la sphère qui s'isole par une cloison et devient une conidie; le phénomène recommence à chaque formation de conidie (fig. 81, 2).

Au contraire, Dangeard, puis plus récemment Fraser et Chambers, observé des phénomènes différents dans l'*Eurotium herbararium*. Ici le pédicelle renferme encore de nombreux noyaux, mais les stérigmates, au lieu de ne posséder qu'un seul noyau, en ont 3 à 6. Les stérigmates produisent à leur extrémité une pointe qui se renfle en



conidie pourvue de 3 à 4 noyaux. Les noyaux des stérigmates se divisent à chaque formation de conidie (fig. 81, 3).

Le genre *Sterigmatocystis* a été l'objet de recherches de Guégen (1) et Dangeard (10). Dans le *St. ochracea*, l'ampoule fructifère renferme,

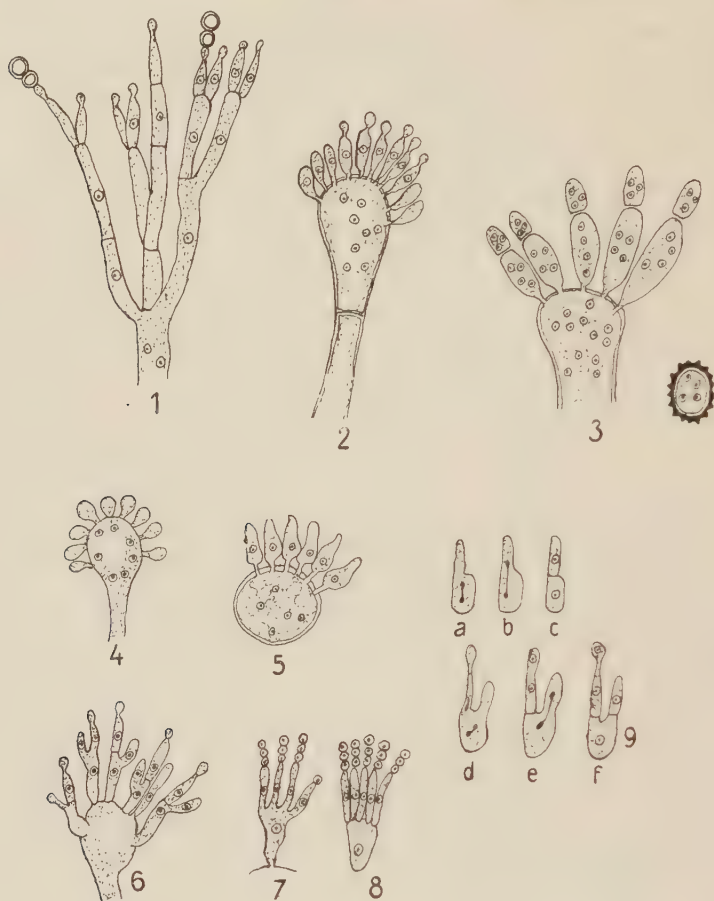


Fig. 82. 1 Conidiophore de *Penicillium crustaceum*, en voie de bourgeonnement. 2 Conidiophore d'*Aspergillus fumigatus*. 3 Conidiophore d'*Eurotium herbariorum* et, à droite, une conidie adulte. 4 à 9 Conidiophores de *Sterigmatocystis ochracea*. 4 et 5 Début de formation d'un conidiophore: 6 mode de développement des stérigmates secondaires sur le stérigmate primaire. 7 début du développement des stérigmates secondaires. 8 et 9 formation des conidies sur les stérigmates secondaires (d'après Dangeard).

d'après Dangeard, un grand nombre de noyaux: elle donne naissance à une série de bourgeons dans chacun desquels s'introduit un seul noyau. Chaque bourgeon prend la forme d'une poire dont la pointe est tournée vers le haut (fig. 82, 4 à 9). La pointe s'allonge en un rameau, tandis que

le noyau subit une division: l'un des noyaux formés par cette division passe dans le rameau et se rend au voisinage du sommet. Le second reste dans la partie basale et se divise de nouveau, tandis qu'un second rameau se forme latéralement à côté du premier. Ce deuxième rameau reçoit un noyau. A chaque division du noyau du bourgeon correspond la production d'un nouveau rameau uninucléé qui s'ajoute aux autres. Chacun d'eux donne naissance aux conidies: ils se renflent à leur extrémité en un petit bourgeon sphérique à l'intérieur duquel passe un noyau. Un second bourgeon se forme au-dessous et ainsi de suite. A chaque bourgeonnement s'effectue une division du noyau du rameau, l'un des noyaux-fils passe dans la conidie, tandis que le second entre de nouveau en division pour le bourgeonnement suivant (fig. 81, 4 à 9). Des processus analogues ont été observés par Guégen dans le *St. auricoma*.

Dans le *Ster. nigra*, Dangeard a montré au contraire que tantôt les stérigmates et les conidies sont plurinucléées comme dans l'*Eur. herbariorum*, tantôt ils sont uninucléées comme dans les *St. auricoma*.

La formation des sporidies dans le *Botrytis cinerea*, a été suivie par Beauverie et par nous: Chaque cellule-mère offre un noyau, les stérigmates et les sporidies sont également uninucléées.

On doit à Dangeard (10) une étude récente sur la formation des conidies de *Monascus Barkeri* et *purpureus*. Elles sont tantôt terminales, tantôt intercalaires. Elles sont formées par des rameaux plurinucléés qui se renflent en ampoules et s'isolent par une cloison. Le phénomène se répète pour former des chaînettes de 3 à 4 conidies, rarement une dizaine. Les conidies offrent 3 à 4 noyaux.

Les processus cytologiques de la formation des oïdies des Erysiphacées son aujourd'hui bien connus grâce aux recherches de Dangeard (4) et de Foex (1).

Dangeard a observé la formation des oïdies dans *Sphaerotheca Humuli*. Dans cette espèce, les conidiophores sont des rameaux qui se dressent perpendiculairement au thalle et découpent une chaîne de conidies. Le jeune rameau se sépare du thalle par une cloison basilaire. Cette cloison délimite une cellule allongée, à un seul noyau. Ce dernier subit une mitose, puis une cloison, transverse sépare deux cellules uninucléées. La cellule inférieure reste stérile, tandis que la cellule supérieure devient la cellule-mère des oïdies. La cellule-mère se divise en deux nouvelles cellules dont la supérieure devient une oïdie, tandis que l'inférieure reste une cellule-mère et le phénomène se répète un grand nombre de fois aboutissant à la formation d'une longue chaîne d'oïdies.

On doit à Foex une étude plus récente sur la formation des oïdies dans un grand nombre d'espèces d'Erysiphacées. Cet auteur décrit plusieurs types de formation d'oïdies:

1° Dans l'*Erysiphe graminis* et plusieurs autres espèces, un renflement hémisphérique apparaît à la face supérieure d'un filament mycélien et au voisinage d'un noyau qui ne tarde pas à se diviser par mitose: l'un des noyaux — fils pénètre alors dans la vésicule qu'une membrane limite bientôt du côté du filament. Une papille se dessine ensuite au sommet du renflement et s'allonge en un tube. Le noyau subit une mitose: l'un des noyaux-fils s'introduit dans le tube, tandis que l'autre reste dans la partie renflée de la cellule. Une cloison apparaît bientôt séparant du tube la partie renflée, puis une nouvelle mitose s'effectue dans le noyau du tube et sépare deux cellules qui ne tardent pas à se diviser chacune pour produire 4 oïdies. La cellule renflée de la partie inférieure forme de nouveau un tube au dessous de la chaîne conidienne et ce tube fournit bientôt 4 nouvelles oïdies. Le phénomène se répète de la même manière un grand nombre de fois.

2° Dans l'*Erysiphe Polygoni* et plusieurs autres, les oïdies se forment selon le processus décrit par Dangeard dans *Sphaerotheca Humuli*.

3° Dans *Phyllactinia Corylea*, espèce endophyte, le conidiophore très allongé, ne présente qu'une seule conidie à un seul noyau laquelle est portée par une file de cellules uninucléées, très grêle dans sa partie inférieure et un peu plus épaisse dans sa portion supérieure. La formation du conidiophore n'a pas été suivi.

4° Dans *Oidiopsis taurica*, le conidiophore prend naissance à l'extrémité d'un hyphé endophytique dont la partie terminale apparaît à travers l'ostiole du stomate de la plante hôte. Il est formé d'une file de minces cellules uninucléées, et se ramifie fréquemment: chaque extrémité de rameau donne naissance à une conidie à un seul noyau.

Foex (1) a observé également la formation des oïdies dans l'*Oidium alphitoides*. Dans cette espèce, un rameau apparaît à la face supérieure d'un filament au-dessus d'un noyau qui ne tarde pas à se diviser. Un des noyaux-fils s'introduit dans le rameau et s'y divise: le rameau se divise alors en deux cellules dont la supérieure se transforme en oïdie.

Les recherches de Dangeard (10) et les nôtres (18) ont fait connaître les processus cyologiques qui accompagnent la formation des oïdies dans les *Endomyces*. Dans l'*End. decipiens* Dangeard a constaté que le mycélium est toujours formé d'articles uninucléés et que les oïdies renferment également un seul noyau.

Au contraire dans l'*End. Magnusii*, le mycélium est généralement composé d'articles multinucléés, néanmoins le nombre des noyaux montre cependant parfois une tendance à passer à l'unité. De même les oïdies sont presque toujours multinucléées, mais elles peuvent être aussi uninucléées dans quelques cas.



Il résulte en outre de nos recherches que les oïdies peuvent, une fois détachées du mycélium, continuer à s'accroître et à se diviser transversalement comme une cellule de *Schizosaccharomyces*. Elles sont donc morphologiquement comparables à des levures du type *Schizosaccharomyces*. Cependant cytologiquement, elles se distinguent de ces dernières par leur structure souvent multinucléées.

La formation des conidies et des diverses spores des Basidiomycètes a été observée par Dangeard, Sappin-Trouffy, Maire, Olive, etc.... Nous avons déjà signalé les principaux résultats de ces recherches à propos de la sexualité et nous n'y reviendrons pas ici.

## VI. Conclusion.

On peut juger par ce long exposé des progrès considérables qui ont été réalisés dans ces quinze dernières années dans l'étude de la cytologie des Champignons.

La cytologie a été observée dans presque tous les groupes et les recherches de de Lagerheim sur les Monoblépharidées, de Faull sur les Laboulbéniciacées et de Olive sur les Entomophthorées ont fait connaître la structure de ces différents groupes qui jusqu'ici était restée inconnue ou très obscure. Enfin, grâce à des travaux récents, la question du noyau des levures, controversée pendant si longtemps, est maintenant définitivement résolue.

Mais la plupart des recherches ont été orientées du côté de la sexualité. Il y avait là un vaste champs d'exploration. Les recherches poursuivies depuis une quinzaine d'années sur ce sujet ont été fécondes en résultats et ont donné lieu à des découvertes très importantes et parfois inattendues qui ne sont pas sans heurter beaucoup des idées régnantes sur la signification de la fécondation qui apparaît comme de plus en plus mystérieuse.

Tout d'abord, elles ont montré que la sexualité apparaît comme un phénomène presque général chez les Champignons; on ne connaît pas de groupe où elle ne soit représentée. La sexualité des Phycomycètes est maintenant très connue: seule celle des Mucorinées laisse encore quelques obscurités.

D'autre part, grâce à l'impulsion donnée par les travaux de Dangeard et Harper, la sexualité est maintenant démontrée chez les Champignons supérieurs qui avaient été si longtemps considérés comme dépourvus de manifestation sexuelle, et, si les avis diffèrent encore sur son interprétation, personne ne songe plus à nier son

existence. Seulement, cette sexualité est en voie de rétrogradation, ce qui fait qu'elle a exigé pour être mise en évidence de patients efforts et toutes les ressources de la technique cytologique moderne. Les Ascomycètes et les Basidiomycètes montrent en effet, avec quelques exemples de fécondation typique conservée dans les représentants les plus archaïques de ces groupes, toutes une série de processus de rétrogradation connus sous le nom de parthénogamie et de pseudogamie, aboutissant finalement à la parthénogénèse ou à l'apogamie, ce qui semble indiquer que ces deux groupes sont en voie de perdre leur sexualité.

Enfin les recherches sur la sexualité du *Basidiobolus*, des Saccharomycétacées et des Endomycétacées, ont montré la fréquence des phénomènes automixiques, même dans des cas où la sexualité ne manifeste pas de signes de rétrogradation, ce qui complique beaucoup le problème de la signification de la sexualité.

Pour contre, phénomènes cytologiques de la sécrétion et des constituants du cytoplasme ont été peu étudiée. Les mitochondries n'ont été encore l'objet d'aucune étude précise. Il reste là un vaste champs d'études. C'est dans cette voie qu'il faut souhaiter que les recherches s'orientent désormais, sans toutefois que l'étude de la sexualité qui laisse encore beaucoup d'obscurités ne soit négligée.

## Index Bibliographique.

- Arnaud, G.**, Sur la cytologie du *Capnodium meridionale* et du mycélium des Fumigines. C. R. Ac. Sciences 1912.
- Bachman**, A new Type of Spermogonien and Fertilization in *Collema*. Ann. of Botany, T. XXVI, 1912.
- Bambecke (van)** (1), Le mycélium de *Lepiota meleagris*. Ac. des Sciences de Bruxelles 1901.
- (2), Sur la présence des cristalloïdes chez les Autobasidiomycètes. Bull. Ac. Sc. de Belgique 1902.
- (3), Sur l'év. nucléaire et la sporul. chez *Hydnangium carneum*. Mém. de l'Ac. des Sciences de Bruxelles, T. LIV, 1903.
- (4), La relation du mycélium avec le corpophore chez *Ityphallus impudicus* et *Mutinus caninus*. Ac. des Sciences de Bruxelles 1910.
- Barker** (1), A conjugating „Yast“ Proceedings of the Royal Society. 9 Juillet 1911.
- (2), Sexual spore formation among the Saccharomycetes. Journ. of the Federated Institutes of Brewing, T. VIII, 1902.
- (3), The Morph. an dev. of the ascocarp in *Monascus*. Ann. of Botany 1903.
- (4), The dev. of the ascocarp in *Rhyparobius*. Rep. British. A. A. S. Southport 1903.
- (5), Further observ. of the ascocarp of *Rhyparobius* 26. Cambridge 1904.

- Baum**, Über Zellteilungen in Pilzhyphen. Inaug. Diss. d. Universität Basel, 1900.
- Baur** (1), Zur Frage nach der Sexualität der Collemaeen. Ber. d. d. Bot. Gesell. 1898.  
 — (2), Untersuchungen über die Entwicklung der Flechtenapothecien. Flora 1901.  
 — (3), Über Anlage und Entwicklung der Flechtenapothecien. Flora 1901.  
 — (4), Untersuchungen über die Entwicklung der Flechtenapothecien. Bot. Ztg. 1904.
- Beauverie** (1), Étude cytol. sur le *Merilium lacrymans*. Rev. g. de Bot., T. XXI, 1909.  
 — (2), Les Champignons dits *Ambrosia*. Ann. Sc. nat. Botanique. 1911.  
 — (3), L'hypothèse du mycoplasma et les corpuscules métachromatiques. C. R. Ac. des Sciences, et Soc. de Biologie, 1911.
- Beauverie et Guilliermond**, Étude sur la struct. de *Botrytis cinerea*. Centr. f. Bakt., T. X, 1903.
- Berlese**, Über die Befruchtung und Entwicklung des Oosphäre bei den Peronosporéen. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXI, 1897.
- Bernard, N.**, Réponse à M. Dangeard. C. R. du Congrès de l'Ass. p. l'Av. des Sciences. Brest 1905.
- Blackman**, On the fertilization, alternation of generations, and general cytology of the Uredinae. Ann. of Bot., T. 18, 1904.
- Blackman et Fraser** (1), Fertilization in *Sphaerotheca*. Ann. of Botany, T. 19, 1905.  
 — (2), Further studies on the Sexuality of the Uredinae. Ann. of Botany, T. 20, 1906.  
 — (3), On the sexuality and develop. of the ascocarp of *Humaria granulata*. Proc. Roy. Society. T. LXXVI, 1906.
- Blakeslee**, Sexual Repr. of the Mucorineae. Proc. of the Amer. Ac. of Arts and Sc., 1904.
- Bouin**, Contr. à l'étude du noyau des levures. Arch. d'an. microsc., T. I, 1897.
- Brooks**, The devel. of *Gnomonia erythrostoma*. Ann. Botan., T. 24, 1910.
- Brown, W. H.** (1), Nuclear phenomena in *Pyronema confluens*. John Hopkin's Univ. circul., No. 6, 1909.  
 — (2), The development of the ascocarp of *Leotia*. Bot. Gaz., T. 50, 1910.  
 — (3), The devel. of the ascocarp of *Lachnea scutellata*. Bot. Gaz., T. 52, 1911.
- Buchholtz**, Über die Befruchtung von *Endogone lactiflua*. Ann. mycol., T. 9, 1911.
- Burgerf.**, Die Wurzelpilze der Orchideen, ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze. Jena 1909.
- Carruthers**, Contributions to the cytology of *Helvella crispa*. Ann. of Botany, T. 25, 1911.
- Cavara**, Osserv. citologiche sulle *Entomophthora*. Nuovo Giorn. bot. ital. (Nova Serie) VI, 1899.
- Chatton et Picard**, Contr. à l'étude systém. et biol. des Laboulbeniacées. Bull. soc. myc. de France, T. 25, 1909.
- Christman** (1), Sexual reproduction of the rusts. Bot. Gaz., T. 39, 1905.  
 — (2), Trans. Wisconsin Akad. Science, T. 15, 1907.  
 — (3), Bot. Gaz., T. 44, 1907.
- Claussen** (1), Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Boudiera. Bot. Zeitg. T. 68, 1905.  
 — (2), Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Pyronema confluens*. Ber. d. d. Bot. Ges., T. 25, 1907.  
 — (3), Über Entwicklung und Befruchtung von *Saprolegnia monoica*. Festschr. d. d. Bot. Ges., T. 26, 1908.  
 — (4) Zur Entwicklungsgeschichte des Ascomyceten *Pyronoma confluens*. Zeitschrift für Botanik, 1912.
- Cutting**, On the sexuality and development of the ascocarp in *Ascophanus carneus* Ann. of Botany, T. 23, 1909.



- Dale** (1), Observations on Gymnoascaceae. Ann. of Bot., T. 17, 1903.  
 — (2), On the morphology and cytology of *Aspergillus repens*. Ann. mycol., T. 7, 1909.
- Dangeard** (1), Rech. histol. sur la famille des Ustilaginées. Le Botaniste, 3<sup>e</sup> série, 1894.  
 — (2), La reproduction sex. des Ascomycètes. Le Botaniste 4<sup>e</sup> série, 1894.  
 — (3), Mém. sur la repr. sex. des Basidiomycètes. Le Botaniste, 4<sup>e</sup> série, 1895.  
 — (4), Second mémoire sur la repr. sex. des Ascomycètes. Le Botaniste, 2<sup>e</sup> série, 1897.  
 — (5), Nutrition ordinaire, nutrition sexuelle et nutrition holophytique. Le Botaniste, 1900.  
 — (6), Struct. et communications protoplasm. dans le *Bactridium flavum*. Le Botaniste, 7<sup>e</sup> série, 1900.  
 — (7), Notice sur la struct. du sporange de *Cyst. Tragopogonis*. Le Botaniste, 7<sup>e</sup> série 1901.  
 — (8), Rech. sur la struct. du *Polyphagus Euglenae* et sa repr. sexuelle. Le Botaniste, 7<sup>e</sup> série, 1901.  
 — (9), Rech. sur le dével. du périthèce chez les Ascomycètes. Le Botaniste, 9<sup>e</sup> série, 1903.  
 — (10), Rech. sur le dev. du périthèce chez les Ascomycètes (suite). Le Botaniste, 10<sup>e</sup> série, 1907.  
 — (11), Etude sus la str. des org. inferieurs. Le Botaniste, 11<sup>e</sup> série, 1910.
- Dangeard et Sappin-Trouffy**, La pseudo-fécondation chez des Urédinées.
- Dangeard et Léger** (1), Rech. sur la structure des Mucorinées. Le Botaniste, 4<sup>e</sup> série 1894.
- Darbishire** (1), Über die Apothecientw. der Flechte. Jahrb. f. wiss. Bot., T. 34, 1899.  
 — (2). Über die Apothecientw. der Flechte. Jahrb. f. wiss. Bot. 1899.
- Davis** (1), The fertilization of *Albugo candida*. Bot. Gaz., T. XXIX, 1900.  
 — (2) Oogenesis in *Saprolegnia*. Bot. Gaz., T. XXXV, 1903.  
 — (3), Fertilization in the Saproleginales. Bot. Gaz., T. XXXIX, 1905.
- Dittrich**, Zur Entwicklungsgeschichte der Helvellineen. Beitr. z. Biol. d. Pflanz., T. 8, 1898.
- Dittschlag**, Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Puccinia Faleariae*. Centr. f. Bakter., T. 2, 1910.
- Eidam**, *Basidiobolus*, eine neue Gattung der Entomophthoraceen. Beitr. zur Biol. Pflanz., 1884.
- Eriksson**, Der Malvenrost. Kungl. Svenska Vetenskap. Handlingar. T. 47, 1911.
- Eriksson et Tischler**, Über das vegetative Leben der Getreiderostpilze. Kungl. svenska Vetenskap. Handlingar, No. 6, 1904.
- Errera**, L'épiplasme des Ascomycètes et le glycogène des Végétaux. Thèse de l'Univ. de Bruxelles, 1882.
- Faull** (1), Dév. de l'asque et form. des spores chez les Ascomycètes. Proc. Boston Soc. of Natural History, 1905.  
 — (2), The cytology of Laboulbeniae. Ann. of Botany, L. 27, 1911.  
 — (3), The cytology of Laboulbeniae. *Chaetophora* and *L. Gyrimidarum*. Ann. of Botany, T. 26, 1912.
- Fauré-Fremiet**, Etudes sur les mitochondries des Protozoaires, Arch. d'anat. micros. 1910.
- Federley**, Die Copulation der Conidien bei *Ustilago Tragopogi pratensis*. Opver-sigt of Finska Ktenskap Socedentens Förhandlingar, T. XI, 1903.
- Feinberg**, Über den Bau der Hefenzellen. Ber. d. d. Bot. Ges., T. XX, 1902.
- Fisch**, Über die Pilzgattung *Ascomyces*. Prot. Zeitg. 1885.

- Flairchild**, Über Kernteilung und Befruchtung bei *Basidiobolus ranarum*. Jahrb. f. wiss. Bot., T. XXX, 1897.
- Foex** (1), Les conidiophores des Erysiphacées. De la présence de deux sortes de conidiophores chez *Oidiopsis taurica*, *Oidium aliphitoides*. Miscellanées, Montpellier, Coulon, édit., 1912.
- (2), Les Fibrinkörpers de Zopf et leurs relations avec les corpuscules métachromatique. C. R. Ac. Sciences, 1912.
- Fraser** (1), On the sexuality and development of the ascocarp in *Lachnea stercorea*. Ann. of Bot., T. 21, 1907.
- (2), Contribution to the cytology of *Humaria rutilans*. Ann. of Bot., T. 22, 1908.
- Fraser et Brooks**, Further studies on the cytology of the ascus. Ann. of Bot., T. 23, 1909.
- Fraser et Chambers**, The morphology of *Aspergillus herbariorum*. Ann. mycol., T. 5, 1907.
- Fraser et Welsford**, Further Contributions to the cytology of the Ascomycetes, T. 22, 1908.
- Fries, R. E.** (1), *Basidiobolus myxophilus*. Bih. till K. Sv. Vet. Akad. Handlingar, T. XXV, 1899.
- (2), Zur Kenntnis der Cytologie von *Hygrosporus conicus*. Svensk. Bot. Tidskr., 1911.
- 3, Über die cytologischen Verhältnisse bei der Sporenbildung von *Nidularia*. Zeitschr. f. Bot., T. 3, 1911.
- Fromme, D. T.**, Sexual fusion and spore devel. of the Flax Rust. Contr. From the Depart. of Botany of Columbia University, si<sup>o</sup> 253, 1912.
- Fuhrmann**, Die Kernteilung von *S. ellipsoideus* bei der Sproßbildung. Centr. f. Bakt., 1905.
- Funfstück**, Der gegenwärtige Stand der Flechtenkunde. Ber. d. d. Bot. Ges., 1902.
- Gallaud** (1), Rech. sur les Mycorhizes. Rev. g. Botanique, 1903.
- (2), Étude sur une Entomophthorée saprophyte. Ann. des Sciences naturelles, 1905.
- Grüber**, (1) Über das Verhalten der Zellkerne in den Zygosporen von *Sporodinia grandis*. Ber. d. d. Bot. Ges., T. XIX, 1901.
- (2) Einige Beobachtungen über den Befruchtungsvorgang bei *Zygorhynchus Mølleri*. Ber. d. d. Bot. Ges., T. 30, 1912.
- Guégen** (1), Rech. sur les org., mycéliens des solut. pharm. Bull. Soc. myc. de France, 1899.
- 2, Sur un nouvel organe différencié du thalle des Mucorinées. C. R. Ac. Sciences, T. 152, 1911.
- Guilliermond** (1), Étude sur le dév. et la struct. de l'*Oidium lactis*. Rev. g. de Bot., 1900.
- (2), Rech. hist. sur qq. Champignons infér. C. R. Ac. Sc., 21 Janvier 1901.
- (3), Rech. hist. sur la spor. des levures. C. R. Ac. Sc., 13 Mai 1901.
- (4), Rech. sur la spor. des Schizosaccharomycètes. C. R. Ac. Sc., 22 Juillet 1901.
- 5, Consider sur la sexualité de certaines levures. C. R. Ac. Sciences, 23 Oct. 1901.
- (6), Recherches cytol. sur les levures. These de doctorat ès Sciences de Paris, 1902 (Résumé dans la Rev. gén. de Bot., 1903).
- (7), Recherches, cytologiques sur la germination des spores chez le *S. Ludvigii*. Bull. Soc. myc. de France, 1902.
- (8), Contr. à l'étude de l'épiplasme des Ascomycètes et rech. sur les corp. métachromatiques. Ann. mycologici, 1903.
- (9), Le noyau de la levures. Annales mycologici, T. 11, 1904.
- (10), Contr. à l'étude de la form. des asques et de l'épipl. des Ascomycètes. Rev. g. de Bot., T. 16, 1904.
- (11), Rech. sur la karyok. chez les Ascomycètes. Rev. g. de Bot., T. 16, 1904.

- Guilliermond** (12), Rem. sur la karyok. des Ascomycètes. Ann. mycologici, T. 3, 1905.
- (13), Rech. sur la germination des spores et sur la conjugaison chez les levures. Rev. g. de Bot 1905.
- (14), Les corpuscules métachromatiques on grains de volutine. Bull. Inst. Pasteur, 1906.
- (15), Sur un curieux exemple de parthénogénèse observé dans une levure. C. R. Soc. Biol. de Paris, 1910.
- (16), A propos des corpuscules métachromatiques on grains de volutine. Arch. f. Protistenkunde, 1910.
- (17), Sur un exempl. de copul. hétérogamique observé dans une levures. C. R. S. Biol., T. 70, 1911.
- (18), Rech. cytol. et taxon. sur les Endomycétacées. Rev.g. de Bot., T. 21, 1909.
- (19), La sexualité chez les Champignons. Bull. scient. de France et de Belgique, 1910.
- (20), Remarques critiques sur différentes publications parues récemment sur la cytologie des levures et quelques observations nouvelles sur la structure de ces Champignons. Centr. f. Bakt., T. 26, 1910.
- (21), Nouvelles recherches sur la cytologie des levures. C. R. Ac. Sc., Paris, 1910.
- (22), Sur la reproduction de *Debaryomyces globosus*. C. R. Ac. Sciences, 1911.
- (23), Aperçu sur l'évolution nucléaire des Ascomycètes et nouvelles recherches sur les mitoses des asques. Rev. g. d. Bot. 1911.
- (24), Sur les mitochondries des cellules végétales. C. R. Ac. des Sciences, 1911.
- (25), Nouvelles observ. sur la sex. des levures. Arch. f. Protist., 1912.
- Harper, R. A.** (1), Die Entwicklung des Peritheciums bei *Sphaerotheca Castagnei*. Ber. d. d. Bot. Ges., T. 13, 1895.
- (2), Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung und Sporenbildung im Ascus. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1895.
- (3), Über das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten. Jahrb. f. wiss. Bot., T. 29, 1896.
- (4), Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. Jahrb. f. wiss. Bot., T. 30, 1897.
- (5), Nuclear phenomena in certain stages in the development of the smuts. Trans. of the Wisconsin Acad, T. 12, 1899.
- (6), Div. in sporangia and asci. Ann. of Botany, T. XIII, 1899.
- (7), Sexual Reproduction in *Pyronema confluens*. Annals of Botany, T. XIV, 1900.
- (8), Binucleate celles in certain Hymenomycetes. Bot. Gaz., T. XXXII, 1902.
- (9), Sexual reprod. and the organisation of the nucleus in certain Mildew. Publ. the Carnegie Institution of Washington 1905.
- Harper et Holden**, Nuclear divisions and nuclear fusion in *Colaeosporium Sonchiarvensis*. Trans. Wisconsin Ac. of Sciences Arts and Letters, T. XIV, 1903.
- Hartmann** (1), Autogamie bei Protisten und ihre Befruchtungsprobleme. Arch. f. Protistenkunde. 1909.
- (2), Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena 1910.
- Hartog** (1), The cytology of *Saprolegnia*. Trans. Irish. Ac., T. XXX, 1895.
- (2), The alleged fertilization in the Saprolegniales. Ann. of. Bot., T. XIII, 1899.
- (3), On the cyt. of the veget. and reproduction organs of the *Saprolegnia*. Ann. of Bot., T. XIII, 1899.
- Henneberg**, Morph.-physiol. Untersuchungen über das Innere der Hefezellen. Wochenschr. f. Brauerei, 1912.
- Hoffmeister**, Zum Nachweise des Zellkernes bei *Saccharomyces*. Sitzungsber. d. naturw. Ges. 1900.



- Hoffmann A. W. H.**, Zur Entwicklungsgeschichte von *Endophyllum Sempervivi*. Centr. f. Bakter. T. 32, 1911.
- Ikeno** (1), Die Sporenbildung der *Taphrina*-Arten. Flora 1901 et 1903.
- (2), Über die Sporen- und syst. Stell. von *Monascus purpureus*. Ber. d. d. Bot. Gen., T. XXI, 1903.
- Istwanfi (von)**, Über die Rolle der Zellkerne bei der Entwicklung der Pilze. Ber. d. d. Bot. Ges. 1895.
- Janssens et Leblanc**, Rech. cyt. sur la cellule de levure. La cellule, T. XIV, 1898.
- Janssens et Mertens**, Étude micr. et cyt. d'une *Torula rose*. La cellule 1903.
- Janssens**, A propos du noyau de la levure. La cellule 1903.
- Jolivet**, Spore formation in *Geoglossum*. Trans. Wisconsin Acad. Sc. Arts and Letters, T. 16, 1911.
- Juel** (1), *Muciporus* und die Familie der Tremellaceen. Bihang till Svenska Vet. Acad. Handl., T. XXIII, 1897.
- (2), Die Kernteilung in den Basidiomyceten und die Phylogenie der Basidiomyceten. Jahrb. f. wiss. Bot., T. XXXII, 1898.
- (3), Über Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei *Dipodascus*. Flora, T. 91, 1902.
- (4), *Taphridium*, eine neue Gattung der Protomycetaceen. Bihang Till. K. SV. Vet. Acad. Handl. 27. 1901—1902.
- Kasanowsky**, *Aphanomyces laevis*. Ber. d. d. Bot. Ges., T. 29, 1911.
- Klebs**, Zur Physiol. der Fortpflanzung einiger Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot., T. XXXII, 1898.
- Kniep, H.**, Über das Auftreten von Basidien im einkernigen Mycel von *Armillaria mellea*. Zeitschr. f. Bot. T. 3, 1911.
- Knoll**, Unters. über den Bau u. die Funktion der Cystiden. Jahrb. f. wiss. Bot. T. 50, 1912.
- Kohl**, Die Hefepilze. Leipzig 1908.
- Krüger**, Beitrag zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Albugo candida* und *Peronospora Ficariae*. Centr. f. Bakter., T. 27, 1910.
- Kruis K. et Rayman B.**, Des noyaux des Bactéries. Ac. des Sc. de Bohême 1903.
- Kurssanow**, Zur Sexualität der Rostpilze. Zeitschr. Botan., T. 2, 1910.
- Kuyper**, Die Perithezien-Entwicklung von *Monascus purpureus* et *M. Barkeri*, Ann. mycologici 1905.
- Lagarde**, Contribution à l'études des Discomycètes charnus. Ann. mycologici, 1906.
- Largerheim von**, Unters. über Monoblepharideen. Bih. till K. Svenska Vet. Acad. Handl., T. 25, 1900.
- Léger (M.)**, Recherches sur la structure des Mucorinées. Thèse de doctorat és Sciences de la Sorbonne, 1895.
- Lendner A.**, Les Mucorinées de la Suisse. Berne 1908.
- Lewis**, The devel. of the spores in *Pleurago zygospora*. Bot. Gaz., T. 51, 1911.
- Lindau**, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Handbuch der technischen Mykologie, Lafar. G. Fischer, 1905.
- Lotsy**, Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Jena, Fischer, 1907.
- Löwenthal**, Beiträge zur Kenntnis des *Basidiobolus lacertae*. Arch. f. Protistenkunde, 1903.
- Lutman B. S.**, Some contributions to the life history and cytology of the smuts. Trans. Wisconsin Acad. sc. arts and letters. T. 6, 1911.
- Mac Cubbin**, Development of the Helvellinae: *Helvella elastica*. Bot. Gaz., T. 49, 1910.
- Maire** (1), Note sur le dév. saprophytique et sur la struct. cyt., des sporidies-levures chez l'*Ustilago Maydis*. Bull. Soc. myc. de France, T. 14, 1898.

- Maire** (2), Rech. cyt. sur les Basidiomycètes. Bull. Soc. myc. de France 1902.  
 — (3), Rem. cytol. sur le *Botryosporium Pulchellum*. Ann. mycologici, T. 1, 1903.  
 — (4), Rech. cyt. sur qq. Ascomycètes. Annales mycologici 1905.  
 — (5), Sur la signif. des protochromosomes dans les Basidiomycètes. C. R. Soc. Biol. 1905.  
 — (6), La Urédinées. Progressus rei Botanicea 1910.  
 — (7), Mycologisches Centralblatt, T. 1, 1912, p. 214.  
**Mangin** (1), Sur la const. de la membrane des végétaux. C. R. Ac. Sciences. 1888 à 1893 et Journal de Bot. 1893—1899.  
 — (2), Obs. sur la const. de la membr. chez les Champignons. C. R. Ac. Sc., T. CVII, 1893.  
 — (5), Observ. sur la membrane des Mucorinées. Journ. de Botanique 1899.  
**Marpmann**, Über Hefen und über den Zellkern bei Saccharomyceten. Centr. f. Bak. T. X, 1902.  
**Marchand, H.**, La conjugaison des spores chez les levures. C. R. Soc. de Biologie, 1912 et Rev. gén. de Botanique 1913.  
**Massart**, Considér. théor. sur l'origine polyphylétique des modes d'alimentation, de la sexualité et de la mortalité chez les organismes inférieurs. Bull. du Jard. Bot. de Bruxelles, 1905.  
**Massee**, Ann. of Bot. 1905.  
**Matruchot**, Sur une structure particulière du protoplasme chez une Mucorinée. Rev. g. de Bot. 1900.  
**Matruchot et Molliard**, Influence de la ferment. propre sur les cellules végétales. Rev. g. de Bot. 1902.  
**Meigen et Spreng**, Über die Kohlehydrate der Hefe. Zeitschr. phys. Chemie, T. LV, 1908.  
**A. Meyer** (1), Die Plasmatenbindung, die Fusionen der Pilze der Floriden. Bot. Zeitung 1902.  
 — (2), Orientierende Unters. über Verbreitung, Morpl. und Chemie des Volutins. Bot. Zeitung, T. LXII, 1904.  
**Miyake**, The fertilization of *Pythium de Baryanum*. Ann. of Botany 1901.  
**Moeller**, Mitteilungen über den Zellkern d. Hefen. Centr. f. Bakt. 1893.  
**Moreau** (Mme), Sur l'existence d'une forme écidienne uninucléée. Bull. Soc. myc. de France, 1911.  
**Moreau** (1), Première note sur les Mucorinées. Bull. Soc. myc. de France, 1911.  
 — (2), Deuxième note sur les Mucorinées. Bull. Soc. myc. de France, 1911.  
 — (3), Les phénomènes intimes de la repr. sex. chez quelques Mucorinées hétérogames. Bull. Soc. Bot. de France, T. XI, 1911.  
 — (4), Sur la reprod. sexuelle de *Zyg. Moelleri*. Soc. de Biol., 1912.  
 — (5), Sur une nouvelle Mucorinée hétérogame: *Zyg. Dungeardi*. Bull. Soc. Botan. de France, T. 59, 1912.  
**Nadson et Konokotine**, *Guilliermondia*, un nouveau genre de la fam. des Saccharomycetes à copul. hétérogame. Trav. des trav. de l'Ec. sup. de méd. des femmes de St. Pétersbourg, T. 3, 1910.  
**Nadson**, Sur la sex. et la phylogénie des levures. Trav. des trav. de l'Ec. sup. de méd. des femmes de St. Pétersbourg 1912.  
**Namyslowski**, Bull. Ac. Sc. de Cracovie, 1910.  
**Nichols**, The nature and origin of the binucleate cells in some Basidiomycetes. Trans. of the Wisconsin Ac. of Sciences, 1904.  
**Nienburg, W.**, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Flechtenapothecien. Flora, T. 98, 1807.  
**Olive** (1), The morph. of *Monascus purpureus*. The Bot. Gaz. 1905.  
 — (2), Cytolog. studies on the Entomophthoraceae. Bot. Gaz. 1906.

- Olive* (3), Nuclear and Cell division of *Empusa*. Bot. Gaz. 1906.  
 — (4), Cell and nuclear division in *Basidiobolus*. Ann. mycologici.  
*Ottolenghi, D.*, Über die feinere Struktur der Hefen. Centr. f. Bakt., T. XXV, 1899.  
*Overton*, The morph. of the ascocarp and spore formation in the many spored of *Thecothecus Pelletieri*. The Bot. Gaz. 1906.  
*Pavillard* (1), Protistologie végétale. Progrès rei Botanicae, 1900.  
 — (2), Remarques sur l'év. des Urédinées. Soc. mycol. T. XXVIII, 1912.  
*Pénau* (1), Contr. à la cytol. de qq. microorganismes. Thèse de doct. ès Sciences de la Sorbonne, 1911.  
 —, La cytologie de *Sporotrichum Beurmani*. Soc. d. Biol., 1912.  
*Perrot*, Kernfrage und Sexualität bei den Basidiomyceten. Stuttgart 1897.  
*Percy Groom*, On the fusion of nuclei among Plants. Trans. and Proceed. of the Bot. Soc. of Edinburgh, 1898.  
*Petri*, La Formazione della spore nell' *Hydnangium carneum*. Nuova Giornale Botanico Italiano, 1902.  
*Poirault* (1), Les phén. de karyokniese dans les Urédinées. C. R. Ac. Sc. 1895.  
 — (2), Sur quelques Champignons hypogés récoltés dans les Alpes maritimes. C. R. Congrès Av. Sciences de Nîmes, 1912.  
*Poirault et Raciborski*, Sur les noyaux des Urédinées. Journ. de Bot., T. IX, 1895.  
*Popta*, Beitr. zur Kenntnis der Hemiasci. Flora, 1899.  
*Raciborski*, Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise der *Basid. ranarum*. Flora, T. 82, 1896.  
*Ramlow*, Zur Entw. von *Thelebolus stercoreus*. Bot. Zeitung 1906.  
*Rawitscher, T.*, Beiträge zur Kenntnis der Ustilaginaen. Zeitsch. f. Bot., Nr. 10, 1912.  
*Rhuland*, (1) Zur Kenntnis der intracellularen Karyogamie bei Basidiomyceten. Bot. Zeitung, 1901.  
 — (2), Studien über die Befruchtung der *Albugo Lepigioni* und einiger Permonosporen. Jahrb. f. wiss. Bot. T. XXXIV, 1904.  
*Riddle*, Contr. to the cytology of the Entomophthoraceae. Amer. Ac. of Arts and Sc., T. XLII, 1906.  
*Rudolph*, Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellschaft, 1912.  
*Sadebeck*, Jahrb. Hamburg, wiss. Aust. 1894.  
*Sands*, Nuclear structure and spore formation in *Microphaera alni*. Trans. Wisconsin Acad. Sc., T. 15, 1907.  
*Sappin-Trouffy*, Rech. hist. sur la famille des Urédinées. Thèse de doct. ès Sciences, Paris 1896.  
*Schikorra*, Über die Entwicklungsgeschichte von *Monascus*. Zeitschr. Bot., T. 1, 1909.  
*Schwartz*, Observ. on *Asarum europeum* and its Mycorrhiza. Ann. of Botany, T. XXVI, 1912.  
*Schiöning*, Nouvelle et singulière formation d'ascus dans une levure. Trav. du lab. de Carlsberg, 1895.  
*Sharp*, Nuclear phenomena in *Puccinia Podophylli*. Bot. Gaz., T. 51, 1911.  
*Stevens* (1), The compound Osphere of *Albugo Bliti*. Bot. Gaz., T. XVIII, 1899.  
 — (2), Gametogenesis and fertilization in *Albugo*. Bot. Gaz., T. XXXII, 1901.  
 — (3), Die Gametogenese und Befruchtung bei *Albugo*. Ber. d. d. Bot. Ges., T. XIX, 1901.  
*Stoppel*, *Eremascus fertilis*. Flora, T. 97, 1907.



- Sulc, K.*, Pseudovitellius und ähnliche Gewebe der Homopteren sind Wohnstätten symbiotischer Saccharomyceten. Sitz der Königl. Böhm. Gesellschaft in Prag, 1910.
- Swellengrebel*, Sur la div. nucl. de la levure pressée. Annales de l'Institut Pasteur, 1905.
- Trow* (1) Observation on the Biology and cytol. of a new variety *Achlya Americana*. Ann. of Botany, T. XIII, 1899.
- (2), Observ. on the Biology and Cytol. of *Pythium ultimum*. Ann. of Bot., T. XV, 1901.
- (3), On the fertilization in the Saprolegniae. Ann. of Bot., T. XVIII, 1904.
- Vallory*, Sur la formation du périthèce dans la *Choetomium Kunzeanum*. C. R. Ac. Sciences T. 153, 1911.
- Voycicki*, Einige neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Basid. ranarum* Flora, T. XVIII, 1904.
- Vuillemin* (1), Dév. des azygospores d'*Entomophthora*. C. R. du Congrès de l'Ass. p. l'av. des Sciences, Paris, 1900.
- (2), Rech. morpholog. et morphogéniques sur la membrane des zygospores. Bull. mens. des séances de la Soc. des Sciences de Nancy, 1904.
- (3), Les bases actuelles de la systématique en mycologie. Progressus botanicae, 1907.
- Wager* (1), On the Structure and Reprod. of *Cystopus candidus*. Ib., T. X, 1896.
- (2), The Sexuality of the Fungi. Ann. of Bot., T. XIII, 1899.
- (3), The nucleus of the Yeast. Plant. Ann. of Botany, T. XII, 1898.
- (4), On the Fertilisation of *Peronospora parasitica*. Ann. of Bot., T. XIV, 1900.
- (5), Chromosome reduction in the Hymenomycetes. Report. Brit. Assoc. admauc Sc. Sheffield 1911.
- Wager* et *Miss Peniston*, Cytological observations on the Yeast-plant. Ann. Botan., T. 24, 1910.
- Wehmer*, Die Natur der lichtbrechenden Tröpfchen in den Sporen des Hausschwamms. Ber. d. d. Bot. Ges., T. 291, 1911.
- Werth* et *Ludwig*, Zur Sporenbildung bei Rost- und Brandpilzen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges., T. XXX, 1912.
- Westling*, *Bysschochlamys nivea*, en föremingslänk mellan familjerna Gymnoascaceae och Endomycetaceae. Svensk. botan. Tidskr., T. 3, 1909.
- Wolf*, Spore formation in *Podospora anserina*. Ann. mycologici, T. X, 1912.
- Winge*, Encore le *Sphaerotheca Castagnei*. Bull. Soc. myc. de France 1911.
- Wisseling (van)*, Mikrochem. Unters. über die Zellwände der Fungi. Jahrb. f. wiss. Bot., T. XXXI, 1898.
- Woronichin*, Scripta Botanica 1906.





